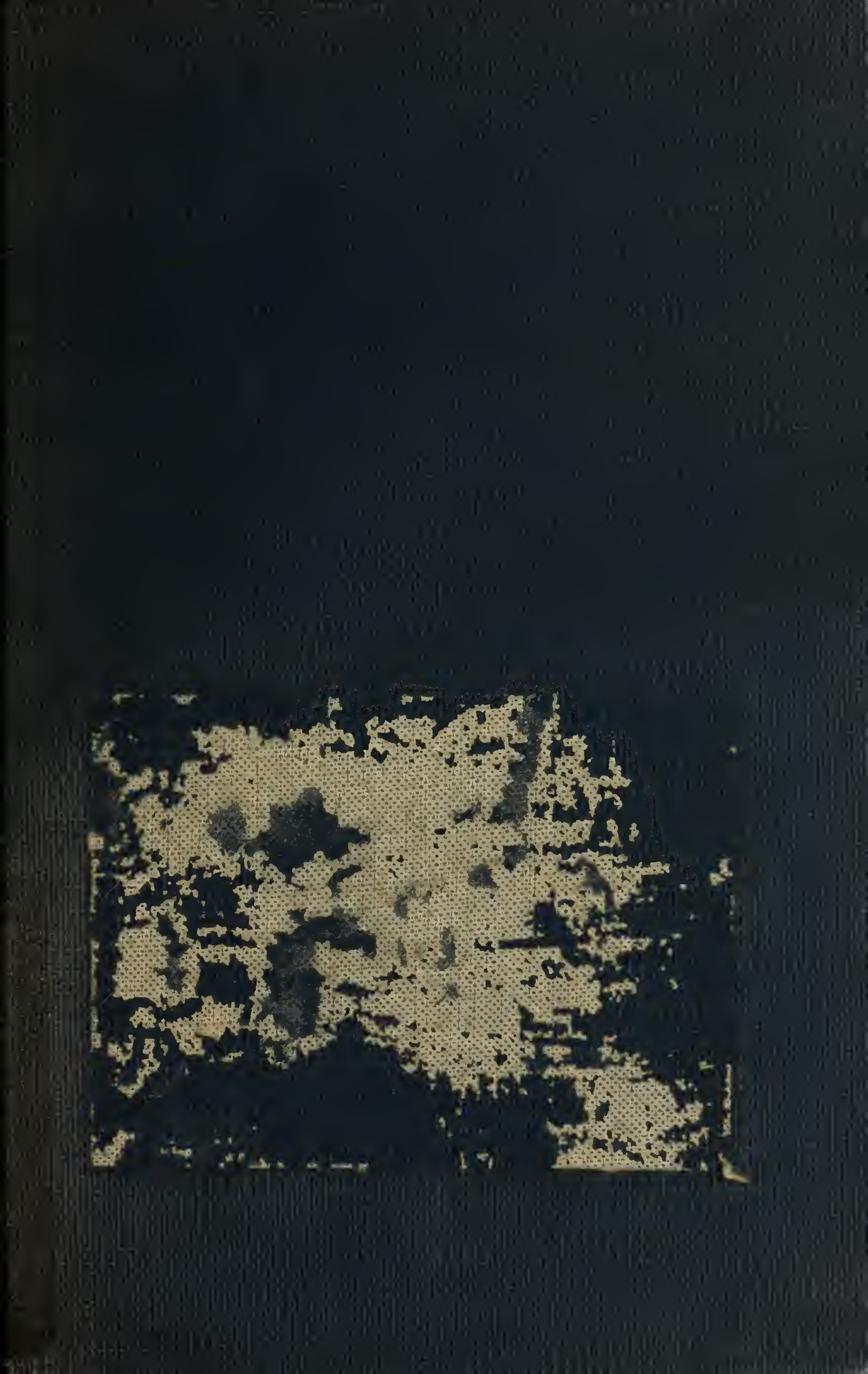






# Der feinere
# Bau des Nervensystems
## im Lichte neuester Forschungen.

Von

**Prof. Dr. Mich. v. Lenhossék in Basel.**

I. Technik der Golgi'schen Methode.
II. Allgemeines über die Nervenzellen.
III. Das Rückenmark.
a. Neuroglia.
b. nervöse Elemente.

Mit 4 Tafeln und 33 Abbildungen im Text.



BERLIN NW.
FISCHER'S MEDICINISCHE BUCHHANDLUNG
H. KORNFELD.
1893.

*Herrn*

*Prof. J. Kollmann in Basel*

*in Dankbarkeit gewidmet.*



# Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen

von

**Prof. Dr. Mich. v. Lenhossék in Basel.**

Die letzten Jahre haben uns eine Reihe werthvollster Aufklärungen über den Bau des Nervensystems gebracht, und auf diesem bis dahin so dunkeln Gebiet der Forschung so manche Probleme, die einer Lösung harrten, früher als wir hoffen durften. unserem Verständniss erschlossen. Fast mit einem Schlage hat sich hier eine Umwälzung vollzogen, die aufs Neue beweist, wie in der Histologie Alles — natürlich genaue und richtige Beobachtung vorausgesetzt — auf die Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden ankommt. Denn die erzielten Fortschritte sind aufs Innigste verknüpft mit der Einführung gewisser Verfahren in die histologische Technik. Nachdem mehrere Decennien lang Gerlach's Karminfärbung (1858) das Terrain fast ausschliesslich beherrscht hatte, der derselbe Forscher im Jahre 1871 (Stricker's Handbuch) die Behandlung mit Goldchloridkalium anschloss, wurde der erste wesentliche Fortschritt nach der technischen Seite hin schon durch Weigert's vortreffliche Haematoxylinmethode im Jahre 1884 (Fortschritte der Medicin, Bd. II. und III.) erzielt. Leistungsfähigkeit wie Wirkungsweise dieser Färbung dürfen als bekannt vorausgesetzt werden. Sie färbt das Myelin der Nervenfasern, selbst wo es in dünnster Schichte den Axencylinder bedeckt, und lässt dadurch das über alle Theile der grauen Substanz verbreitete reiche Gewirr zarter Markfasern in grosser Vollendung zu Tage treten. Sie ermöglicht eine genaue Feststellung des Verlaufs einzelner Faserbündel, der Anordnung weisser und grauer Substanz, belehrt uns über die Reihenfolge der Markentwicklung in den verschiedenen Bahnen der weissen Substanz und gestattet dadurch auf Grund der von Flechsig[1]) aufgedeckten Thatsache, wonach die ihrer systematischen Bedeutung nach verschiedenen

[1]) P. Flechsig: Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig 1878.

Bündel ihre Markumhüllung zu verschiedenen Perioden erhalten, wichtige Einblicke in den Aufbau der weissen Stränge. Auch auf pathologischem Gebiet hat sie sich durch den genauen Nachweis entarteter Nervenfasern als eine Methode ersten Ranges erwiesen, und wir verdanken ihr nach dieser Seite hin schon namhafte Aufschlüsse.

Indess weder das Weigert'sche noch irgend ein anderes der bis dahin zur Untersuchung des centralen Nervensystems empfohlenen und angewendeten Verfahren, mögen sie in topographischer Hinsicht noch so überraschende Bilder geliefert haben, vermochte uns gerade über diejenigen Fragen Klarheit zu verschaffen, deren Beantwortung seit jeher als das Hauptdesiderat eines richtigen Verständnisses vom Baue des Nervensystems galt. Es sind dies folgende wichtige Probleme:

Wie verhalten sich die Nervenzellen im Centralorgan zu einander? Wie entspringen und wie endigen die Nervenfasern in Gehirn und Rückenmark?

Lagen hierüber auch zahlreiche Angaben bald in kategorischer Form, bald in vorsichtigerer Fassung vor, so ist man sich darüber stets klar gewesen, dass es sich bei der Unzulänglichkeit der Untersuchungsmethoden bei den meisten im Grunde nur um Hypothesen handelte.

Es ist daher als ein bedeutender Wendepunkt in der Geschichte unseres Wissens auf diesem Felde zu bezeichnen, als in rascher Folge nacheinander zwei Verfahren bekannt wurden, die in diesen Grundfragen eine sichere Entscheidung ermöglichen. Es sind dies die bahnbrechenden Methoden, deren Schöpfer Camillo Golgi in Pavia (1875)[2]) und P. Ehrlich in Berlin sind (1886)[3]). Wenngleich grundverschiedene Wege einschlagend, zeigen diese beiden Verfahren doch in ihrer Wirkungsweise die grösste Uebereinstimmung, und wenn die Golgi'sche Methode der anderen an der Summe der Erkenntniss, die namentlich hinsichtlich des Centralnervensystems durch sie ermittelt wurde, überlegen ist, so liegt dies blos an Gründen technischer Natur. Denn beide verdanken den hohen Grad ihrer Leistungsfähigkeit ausser dem Umstande, dass sie die wesentlichsten Elemente des Nervensystems, die Zellen mit ihren Ausläufern, die Nervenfortsätze mitsammt ihren feinsten Endverästelungen färben, in erster Linie der gleichen merkwürdigen Eigenschaft, dass sie nicht alle die zahlreichen neben einander befindlichen Zellen und Fasern zur Ansicht bringen, in welchem Falle man mit ihnen wegen der enormen Complication der Bilder gewiss nicht weiter kommen könnte, als etwa durch die Goldfärbung, sondern dass sie in eigenartigster Weise in der grossen Menge

---

[2]) Golgi's Hauptwerk ist: Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1885/6. Erste einschlägige Veröffentlichung: Sulla fina Structura dei Bulbi olfactorii. Reggio Emilia, 1875.

[3]) P. Ehrlich: Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsch mediz. Wochenschrift, 1886. No. 4.

der vorhandenen gleichartigen Elemente eine Auswahl treffend, stets nur einzelne Fasern und Zellen, dann aber bei gelungener Impraegnation in Vollständigkeit, erstere bis in ihre Endbäumchen hinein, letztere mitsammt ihrer ganzen protoplasmatischen Ausbreitung, ihrem Nervenfortsatz, einem vollendeten Isolationspraeparate gleich, dem Blicke vorführen.

Obgleich in der letzten Zeit die Fortschritte, die uns diese Methoden vermittelten, in mehreren Zusammenstellungen[4]) weiteren Kreisen zugänglich gemacht worden sind, von denen ich namentlich auf Waldeyer's verdienstvolles Referat hinweisen möchte, so scheint es mir doch nicht überflüssig, wenn ich in einem zusammenfassenden Bericht auf einige Punkte ausführlicher eingehe, als es bisher geschehen ist und stellenweise auch eigene Erfahrungen einflechte. Den folgenden Mittheilungen soll eine technische Anleitung betreffs der Golgi'schen Methode, über die ich zahlreiche eigene Erfahrungen besitze, vorausgeschickt werden, während ich in Ermangelung solcher von einer Darstellung des Ehrlich'schen Verfahrens Abstand nehmen möchte.

## Die Technik der Golgi'schen Methode.

Die Golgi'sche Methode kommt in etwas verschiedener Weise zur Anwendung, je nachdem die zu behandelnden Theile dem Nervensystem erwachsener Thiere und Menschen oder dem von Embryonen oder jungen Thieren entnommen sind.

Letzteres ist, wie wir sehen werden, unter allen Umständen empfehlenswerther. Zieht man es indess aus irgend einem Grunde vor, die Untersuchungen am entwickelten Marke anzustellen, so bedient man sich der ursprünglichen Golgi'schen Methode. Sie zerfällt in eine langsame, eine „gemischte" und eine rasche. Nach den neuesten Angaben L. Sala's,[5]) eines Schülers Golgi's, werden dieselben folgendermassen ausgeführt. Bei der langsamen kommen die zu impraegnirenden kleinen Stücke — die nicht über 1—2 ccm gross sein dürfen — für 20—30 Tage in eine 2 % Lösung von doppeltchromsaurem Kali, hierauf für

[4]) S. R. y Cajal, Conexion general de los elementos nerviosos. La médicina practica, 1889. Nr. 88, p. 341. — A. van Gehuchten, Les decouvertes récentes dans l'anatomie et l'histologie du système nerveux central. Annales de la société belge de microscopie. Tome XV., Bruxelles, Manceaux, 1891, p. 113. — H. Riese, Ueber die Technik der Golgi'schen Schwarzfärbung durch Silbersalze und über die Ergebnisse derselben. Centralbl. f. path. Anatomie, 1891, No. 12 und 13. — M. v. Lenhossék, Neuere Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems, Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte, Jahrg. 21, 1891, S. 489. — A. v. Kölliker, Eröffnungsrede auf der 5. Versammlung der Anat. Gesellschaft, 1891. (Anat. Anzeiger, Jahrg. VI., 1891. I.) — W. Waldeyer, Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Nervensystems. Deutsche medic. Wochenschrift, 1891, No. 44 und ff.

[5]) L. Sala, Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses, Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 52, 1891, S. 23.

24—48 Stunden in eine 0,75 % Silberlösung. (Ungefähr dasselbe Resultat erhält man nach Golgi, wenn man statt der Silberlösung eine 0,5 % Sublimatlösung benützt, doch müssen die Stücke sehr lange in ihr verbleiben). Bei der gemischten bleiben die Objecte nur 4—5 Tage der Kalibichromicum-Lösung ausgesetzt, werden aber dann in ein aus zwei Theilen einer 1 % Osmiumsäurelösung und acht Theilen einer 2 % doppeltchromsauren Kalilösung bestehendes Gemisch gebracht, worin sie 24—30 Stunden liegen bleiben, um schliesslich wie bei der anderen mit 0,75 % Silberlösung behandelt zu werden. Das rasche Verfahren wird weiter unten dargelegt. Bei allen drei Methoden sind die Stücke gewöhnlich so hart, dass sie sich ohne weitere Behandlung schneiden lassen. Man klebt sie einfach mit gewöhnlichem braunem Leim oder Gummi auf Kork auf und spannt sie nach kurzem Verweilen in absolutem Alkohol in die Mikrotomklammer ein. Ist die Consistenz nicht genügend, so wird in Alkohol beliebig nachgehärtet, ist die Form des Stückes etwas unregelmässig (Kleinhirn, Retina u. s. w.), so bettet man in regelrechter Weise in Celloidin ein. Die Schnitte dürfen nicht zu dünn ausfallen. Nachbehandlung der Schnitte in Alkohol absolutus, Nelkenöl, Kanadabalsam. Die Praeparate werden ohne Deckglas aufgehoben; es ist eine merkwürdige, in ihrer Ursache bisher nicht klargelegte Thatsache, dass sie bei Anwendung eines solchen schon nach kurzer Zeit verderben.[6])

Während Golgi selbst seine Forschungen hauptsächlich am entwickelten Marke angestellt hatte, wandte sich der verdienstvolle spanische Histologe Ramón y Cajal[7]) an das noch nicht vollkommen ausgebildete Centralorgan, und von diesem Zeitpunkte an datirt der Aufschwung, den die Anwendung der Golgi'schen Methode neuerdings genommen hat. Allerdings hatte schon Golgi früher Embryonen zu seinen Forschungen verwendet, indess nur nebenbei. — Die Benutzung des Nervensystems von Embryonen und neugeborenen oder auch jungen Thieren gewährt ausserordentliche Vortheile. Einmal den Vortheil geringerer Dimensionen. Was nach vollendetem

---

[6]) P. Samassa (Zur Technik der Golgi'schen Färbung, Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroscopie, Bd. VII., 1890, S. 26) führt das allmählige Verderben der Praeparate unter dem Deckglase auf die beim Eindicken des Balsams entstehenden Diffusionsströme zurück. Zutreffender scheint die Ansicht Schiefferdecker's (W. Behrens, A. Kossel u. P. Schiefferdecker, Das Mikroskop und die Methoden der mikroskopischen Untersuchung, Braunschweig 1889, S. 211), wonach bei Anwendung eines Deckglases in Folge des raschen peripherischen Eintrocknens der Einschlussmasse, im Praeparate selbst eine geringe Menge von Feuchtigkeit zurückbleibt, die für die Impraegnation mit der Zeit verhängnissvoll wird, während ohne Deckglas bald eine vollkommene Austrocknung der ganzen Fläche des Praeparates eintritt.

[7]) Die ersten hierher gehörigen Publicationen Cajal's sind, soweit mir bekannt, im Jahre 1888 erschienen: Estructura de los centros nerviosos de los aves, el Cerebello, Revista trimestral de Histología normal y Patología, Año I., 1888, No. 1 etc.

Wachsthum weite Gebiete umfasst und daher in mehrere Schnitte vertheilt, in Fragmente zerlegt werden muss, spielt sich hier in kleinem Raume ab und gelangt oft an ein und demselben Praeparate im Zusammenhange übersichtlich zum Ausdruck; auch die noch nicht vollkommen zum Abschluss gebrachte Complication der Elemente, die schlichtere Verästelungsweise der Fasern und Ausläufer, vereinfacht erheblich die Verhältnisse. Alles erscheint in schematischerer, durchsichtigerer Form als später. Ein zweiter sehr bedeutender Vorzug ergibt sich nach der technischen Seite hin in der grösseren Leichtigkeit der Impraegnation in der Foetalperiode; Misserfolge sind bei dem embryonalen Nervensystem viel seltener. Es liegt dies hauptsächlich am Mangel einer Markscheide, die später, indem sie mit der Osmiumsäure sofort eine organische Verbindung eingeht und so um den Axencylinder herum gleichsam einen undurchdringlichen Wall bildet, den Zutritt der beiden zur Anwendung kommenden Flüssigkeiten zu letzterem hindert.

Ramón y Cajal wendet ausschliesslich das rasche Golgische Verfahren (Golgi's processo rapido) an. Die Stücke kommen ohne vorhergehende Behandlung mit reiner Kalibichromlösung sofort in die Golgi'sche oder osmio-bichromische Mischung, bestehend aus

1 % Osmium = 1 Th.<br>
3,5 % Kali bichr. = 4 Th.

Sehr wichtig ist die Angabe Cajal's, dass es zur Erzielung einer eleganten Impraegnation vortheilhaft ist, die Silberlösung mit einer Spur von Ameisensäure zu versetzen; namentlich werden dabei die bei der Anwendung der unangesäuerten Lösung so störenden Niederschläge auf ein geringeres Maass zurückgeführt. Die Wichtigkeit dieses Zusatzes wurde unlängst wieder von van Gehuchten[8]) hervorgehoben. Dieser Forscher nimmt auf je 100 Gramm der Silberlösung einen Tropfen Säure. Dies scheint nach meinen Erfahrungen etwas zu viel; 200 bis 300 Gr. erfordern einen einzigen Tropfen.

Zur genaueren Darstellung der Methode glaube ich am vortheilhaftesten an die Beschreibung eines concreten Falles anzuknüpfen. Nehmen wir z. B. an, man wollte das Rückenmark eines menschlichen Foetus, einer neugeborenen Katze oder anderer Säugethierfoeten untersuchen.

Frische des Materials ist erste Bedingung. Dies auch der Grund, weshalb man am menschlichen Material, das bekanntlich selten in ganz frischem Zustand in die Hände des Anatomen gelangt, so häufig Misserfolge zu verzeichnen hat. Das Rückenmark wird aus dem Wirbelkanal und dem Duralsack herauspraeparirt. Man entnimmt einige kleine Stücke von nicht mehr

---

[8]) A. van Gehuchten, La structure des centres nerveux. La moelle épinière et le cervelet. La Cellule. Tome VII., 1891, p. 83.

als 3—4 mm Länge verschiedenen Gebieten desselben, die man sofort in die am besten stets frisch zubereitete osmiobichromische Lösung einlegt, und zwar in eine grössere Menge der Flüssigkeit, sodass auf je ein Stück wenigstens 10 ccm entfallen. v. Kölliker[9]) nimmt sogar 40—50 ccm per Stück, Cajal etwas weniger als die angegebene Menge. Man bedient sich kleiner Schälchen, in denen 2—3 Stücke mit der entsprechenden Flüssigkeitsmenge Raum finden; letztere werden bedeckt und in einen auf etwa 25° C. geheizten Wärmeschrank gestellt, was im Sommer allerdings überflüssig zu sein scheint. Unter allen Umständen müssen sie im Dunkel stehen. Die Einwirkungsdauer der Lösung ist verschieden, je nachdem man hauptsächlich 1) die Neuroglia, 2) die Nervenzellen oder 3) die Nervenfasern des Markes zur Darstellung bringen möchte. Cajal zeigte zuerst, dass die Darstellung dieser Elemente in der Reihenfolge, wie sie aufgezählt sind, eine successiv längere Einwirkung der Osmio-Bichromlösung erfordert. Indess ist kein absoluter Verlass darauf, ob sich bestimmt nur die eine oder andere Gattung für sich allein schwärzen wird; vielmehr ist gewöhnlich neben der einen Sorte auch noch die andere vertreten. Am häufigsten noch begegnen wir einer isolirten Impraegnation an den Nervenfasern, die sich überhaupt, wie auch v. Kölliker betont, der Reaction am zugänglichsten zeigen. Für das menschliche Rückenmark kann ich auf Grund eigener Erfahrungen folgende Zeiträume als günstig empfehlen:

1) Neuroglia: 2—3 Tage,
2) Nervenzellen: 3—5 Tage,
3) Nervenfasern, Collateralen: 5—7 Tage.

Die schon einmal benützte Lösung ist unbrauchbar und dient höchstens dazu, die frischen Stücke darin etwas abzuspülen, um sie so von dem anhaftenden Blute zu befreien.

Nach abgelaufener Frist senkt man die Stücke — nachdem man sie ein wenig auf Fliesspapier abgetrocknet oder auch in destillirtem Wasser rasch abgespült hatte — in die 0,75 %ige Silberlösung, die nicht nothwendig ganz frisch zubereitet zu sein braucht. Cajal giebt sogar älteren Lösungen den Vorzug, ein Rath, dem ich mich auf Grund meiner Erfahrungen nicht anzuschliessen vermag. Frische Lösungen ergeben mir bei richtigem Säurezusatz ebensogute Impraegnation, wie abgestandene. Auch hiervon kommt eine grössere Quantität zur Anwendung. Sofort bildet sich um das hineingelegte Object herum ein röthlich-brauner, aus dichromsaurem Silber bestehender Niederschlag, der es anfangs in eine dichte Wolke einhüllt, sich aber bald gleichmässig vertheilt. Auch im Innern stellt sich diese Verbindung ein, und zwar im Anschluss an die vorhandenen Elemente, darauf beruht eben die Wirkungs-

[9]) A. von Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. II., 1890, S. 10.

weise der Methode, indess dringt die Reaction in das Innere sehr allmählig vor. Die Schälchen brauchen nicht im Dunkeln (ja nicht im Wärmeschrank!) gehalten zu werden. Nach zwei Tagen sind die Stücke zur Verarbeitung geeignet; indess kann sie, wenn man nicht gerade Zeit hat, ohne Schaden erst nach 4 bis 6 Tagen vorgenommen werden. Längeres Liegenlassen in der Silberlösung verdirbt die Impraegnation in der Regel, zumal in Fällen, wo aus unbekannten Gründen der Niederschlag einen krystallinischen Charakter angenommen hat. Es fällt dabei nämlich das ganze Silber aus, und die Flüssigkeit wirkt nunmehr wie reines Wasser, d. h. sie löst das in den Geweben befindliche Salz völlig — unter körnigem Zerfalle — auf.

Die Verarbeitung ist nun ziemlich einfach. Zunächst handelt es sich darum, dem Stücke eine schnittfähige Consistenz zu verleihen. Dies erreicht man, falls das Stück sie nicht schon ohne weitere Behandlung darbietet, durch eine viertel- bis halbstündige Einwirkung von absolutem Alkohol.

Nun folgt die Einbettung. Wie soll diese ausgeführt werden? Die gewöhnlichen Methoden der Celloidin- und Paraffineinbettung sind von vornherein ausgeschlossen, da ein über 1 Stunde währender Aufenthalt in starkem Alkohol die Impraegnation oft vernichtet.

Ramón y Cajal hat sich hierüber, so viel ich weiss, nirgends deutlich und ausführlich ausgesprochen. In einem Briefe, in dem er die Freundlichkeit hatte, mir seine Methode auseinanderzusetzen, spricht er nur von Einklemmen in Hollundermark. An einer anderen Stelle heisst es nur: „Die Stücke können rasch in Celloidin oder Paraffin eingebettet werden.“

v. Kölliker (a. a. O. S. 10) bettet in Celloidin ein, und gibt hierüber Folgendes an: Die Stücke kommen auf 1 Stunde in absoluten Alkohol und eine Stunde in Celloidin, worauf sie sofort geschnitten werden.

Etwas ausführlicher äussert sich hierüber van Gehuchten (a. a. O. S. 84). Man härtet die aus der Silberlösung herausgenommenen Stücke 15—20 Minuten lang in 96 %igem, dann ungefähr eine Viertelstunde in absolutem Alkohol und überträgt sie sodann ebenfalls für eine Viertelstunde in eine dünne Celloidinlösung. Die mit Celloidin auf Kork fixirten Objekte werden für einige Zeit in 70 %igen Alkohol gelegt und dann geschnitten.

Der von mir eingeschlagene Modus operandi ist nun folgender:

1) Kleine cylindrische, compakte Stückchen, wie Rückenmark von Säugethierfoeten, Lumbricus etc. können ohne jede weitere Einbettung einfach in Hollundermark geschnitten werden. Man schneidet sich zu diesem Zwecke an zwei Hollundermarkstückchen parallel mit der Axe plane Seitenflächen

zurecht, an denen man der Grösse und Form des zu schneidenden Objectes entsprechend Furchen anbringt, zwischen die das Object eingeklemmt wird.

2) Grössere, solide Stücke, wie Hemisphären kleiner Säuger, Medulla oblongata menschlicher Embryonen etc. werden mit Celloidin auf Kork oder Hollundermark geklebt, an dem sie nach kurzer Einwirkung von 80 %igem Alkohol festhalten, worauf sie ohne jede Einbettung verarbeitet werden können.

3) Handelt es sich um zartere, unregelmässig gestaltete Objecte, wie Kleinhirn, Retina u. s. w., so genügt folgende Methode allen Anforderungen. Man bringt das Stück aus dem absoluten Alkohol in eine mitteldicke Celloidinlösung (Celloidin in Alkoh. abs. und Aether sulf. $\overline{\text{aa}}$ gelöst), wo es etwa 5 Minuten bleibt. Nun nimmt man ein möglichst breites Stück Hollundermark, und schneidet sich an dessen plangeschnittener Seitenfläche eine Grube oder Rinne zurecht, so gross, dass das Object darin bequem Platz findet. Das Object wird mitsammt der anhaftenden Celloidinschicht in diese Vertiefung gesenkt und noch mit etwas Celloidin übergossen. Zur Erhärtung des Celloidinmantels taucht man das so zubereitete Stück auf etwa 5 Minuten in 80 %igen Alkohol, passt sodann ein zweites, plangeschnittenes Stückchen Hollundermark darauf und fertigt nun mit dem Mikrotom unter Benetzung mit 80 %igem Alkohol die Schnitte an.

Jeder Schnitt wird sofort mit dem nebenstehenden Mikroskop auf den Erfolg der Impraegnation geprüft, und falls sie gelungen, gleich in ein Schälchen mit absolutem Alkohol gebracht. Dünne Schnitte sind auch hier ausgeschlossen; ihre Dicke wechselt je nach der Beschaffenheit des Objectes und namentlich der Intensität der Impraegnation zwischen 0,05 und 0,1 mm; 0,07 bildet die Durchschnittsdicke. — Die von verschiedenen Seiten angestrebten Versuche, die Golgi'sche Methode in einer Weise zu modificiren, dass sie eine längere Alkoholeinwirkung unbeschadet erdulden könne und so eine regelrechte Paraffin- oder Celloidineinbettung und damit die Anfertigung ganz dünner Schnitte zulasse, erscheinen demnach durchaus zwecklos.

Die Schnitte werden, möglichst rasch, in absolutem Alkohol entwässert, in Bergamott- oder Nelkenöl aufgehellt, wo sie nicht über einige Minuten verbleiben dürfen. Unmittelbar vor der Aufbewahrung taucht man sie für einige Secunden in Xylol ein, um sie von dem anhaftenden Oel, dessen Gegenwart auf die Praeparate in der Folge nachtheilig wirkt, zu befreien. Zum Einschliessen dient nach Cajal's Angabe Damarlack, in Xylol gelöst (fertig zu beziehen bei Grübler in Leipzig). Derselbe Forscher räth an, den Lack so rasch wie möglich eintrocknen zu lassen; van Gehuchten setzt daher die Praeparate zum Trocknen in den Wärmekasten bei einer Temperatur von 40°. — Ein Deckgläschen ist auch bei der raschen Methode durch-

aus verpönt, was allerdings den Nachtheil involvirt, dass die Praeparate einerseits nachträglich leicht durch zufällige Berührung oder dergl. Schaden nehmen, andererseits durch Staubkörnchen ihre Tadellosigkeit einbüssen. Man darf also während des Studiums die Praeparate gar nie aus dem Auge verlieren und muss sie bei der Aufbewahrung so viel als möglich vor Staub schützen.

Hat man sich ganz genau an die aufgeführten Finessen gehalten, so wird man — namentlich bei gewissen Objecten — fast mit Sicherheit auf Erfolg rechnen dürfen. Allerdings macht auch hier die Uebung sehr viel aus; anfangs sind Misserfolge häufig, die im höchsten Grade entmuthigend wirken, später gewinnt man mehr und mehr eine gewisse Sicherheit in der Beherrschung der Methode. Die constantesten Ergebnisse bietet wohl das Rückenmark kleiner Säuger (Kaninchen-, Meerschweinchenfoeten u. s. w.), und ich möchte es Anfängern in der Golgi'schen Methode dringend anrathen, sich zuerst an dieses Object zu machen; etwas erscheint an den Praeparaten stets impraegnirt, sei es nur Neuroglia oder nur Nervenfasern.

Die Bilder, die man bei gelungener Impraegnation erhält, übertreffen an Klarheit und Praecision Alles, was bisher auf dem Gebiet der Histologie des Nervensystems erreicht wurde. Mit der Schärfe schematischer Federzeichnungen treten uns die wichtigsten Organisationsverhältnisse entgegen. Bei tadelloser Färbung stellen sich die Nervenfasern gewöhnlich glatt und von gleichmässigem Kaliber dar. Der am häufigsten begangene Fehler besteht darin, dass man die Osmio-bichromische Lösung zu kurze Zeit auf das Object einwirken lässt, in welchem Falle die Schnitte, zumal in ihren centralen Theilen, einen braunröthlichen, körnigen Farbenton aufweisen, undurchsichtig und mit zahlreichen Niederschlägen durchsetzt sind und die Zellen als unregelmässige Klumpen, die Fasern von körniger, pelziger Beschaffenheit erscheinen lassen. Die allzu ausgedehnte Einwirkung der Lösung verleiht dem Praeparat im Gegentheil eine eigenartig satte, gleichmässig gelbe Nuance, im Innern lässt der Schnitt keine Spur von Niederschlägen erkennen, dafür aber auch keine geschwärzten Nervenelemente oder nur spärliche Fragmente solcher, namentlich von Nervenfasern.

Die Wirkungsweise der Golgi'schen Reaction ist noch in mancher Hinsicht in Dunkel gehüllt. Soviel wissen wir, dass sie chemisch in der Umwandlung eines Theils des die Stücke durchtränkenden doppeltchromsauren Kalis in doppeltchromsaures Silber besteht. Während auf der Oberfläche des Stückes ein echter, geformter Niederschlag zu Stande kommt, handelt es sich im Innern mehr um eine sich allmählich einstellende, das Protoplasma der Nerven und Neurogliazellen, sowie die Substanz der Nervenfasern diffus, unter dem Bilde einer gleichmässigen Tinction durchtränkende Verbindung. Es ist auf letzteres besonderer Nachdruck zu legen gegenüber den un-

begründeten Angaben Rossbach's und Sehrwald's,[10]) wonach die Schwärzung der Zellen und Fasern nur auf deren oberflächlicher Incrustation im Bereich der sie umgebenden pericellulären und perifibrillären Räume beruhen soll. Die Betrachtung gelungener Impraegnationen, an denen alle Elemente scharfe, bestimmte Ränder besitzen und nie breiter erscheinen, als wir sie von anderen Tinctionen her kennen, erweist diese Angabe als haltlos, und namentlich ist in dieser Beziehung der Umstand geradezu entscheidend, dass sich der der Impraegnation weniger zugängliche Kern innerhalb des tiefschwarz impraegnirten Zellprotoplasmas oft als heller brauner Fleck markirt, was bei einer einfachen Incrustation wohl undenkbar wäre. — Was am meisten unerklärlich erscheint, das ist die Frage, weshalb von den vorhandenen Elementen stets nur eine Anzahl zur Ansicht gebracht, gewissermassen nur „Exempel von jeder Zellsorte" vorgeführt werden. Da die der Oberfläche näher gelegenen Zellen keine Bevorzugung in dieser Hinsicht vor tieferen zeigen, überhaupt zwischen der Vertheilung der impraegnirten Zellen und der Art und Weise, wie die Lösung in das Innere der Stücke eingedrungen sein mochte, kein irgendwie nachweisbarer Zusammenhang besteht, so ist die Frage in dieser Richtung, einfach mechanisch, nicht lösbar. Wir können einstweilen nur so viel sagen, dass in dem von doppeltchromsaurem Kali durchtränkten Gewebe stets nur einzelne regellos zerstreute Zellen und Fasern die Neigung zeigen, ihr Kali in Silber einzutauschen. Aber warum? Sollte es sich etwa um Verschiedenheiten des functionellen oder nutritiven Zustandes im Augenblicke des Todes handeln? — Man würde auf dieser Grundlage geradezu zur Hypothese einer functionellen Periodicität der Zellen und Fasern geführt.

Die Golgi'sche Reaction ist vorwiegend eine Nervenfärbung, indem die Elemente des Nervensystems eine besondere Affinität dem Chromsilber gegenüber an den Tag legen, allein ausschliesslich ist sie es ebensowenig, wie die Methylenblaumethode, denn gelegentlich gelangen damit auch noch andere Gebilde zur Anschauung, vor allem Blutgefässcapillaren, die im Marke, das sie als dichtes Netz durchspinnen, durch ihre intensive Schwärzung oft störend einwirken, dann Knorpel-, Muskel-, Bindegewebszellen und -Fasern (Oppel), die Epithelzellen der Lumbricidenepidermis (Lenhossék), die feinsten Endzweigchen der Tracheen bei Insecten (Cajal), ja auch Secrete, wie: Schleim, Galle, Succus pancreaticus (Böhm, Cajal, Retzius) u. s. w. Immerhin ist aber die besondere Substanz, die das Chromsilber fesselt, ohne Frage in grösster Quantität im Protoplasma der Nervenzellen, Gliazellen und den Nervenfasern vorhanden, und es gehören Fälle nicht zu den Seltenheiten, wo man an Schnitten

---

[10]) Rossbach und E. Sehrwald, Ueber die Lymphwege des Gehirns. Centralblatt f. d. med. Wissensch, 1888. — Sehrwald: Der Einfluss der Härtung auf die Grösse der Gehirnzellen und auf die Gestalt der Golgischen Bilder. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. Bd. VI., 1889, S. 461.

durch impraegnirte Embryonen nichts als Nervenelemente gefärbt antrifft. Indess auch die Nervenzellen verschiedener Kategorien verhalten sich in der Beziehung nicht alle gleichartig, manche lassen sich mit grosser Schwierigkeit ganz gelungen zur Darstellung bringen. So erhält man relativ selten tadellose Färbungen der grossen motorischen Vorderhornzellen, sowie der Zellen der Clarke'schen Säulen, während die übrigen Zellen des Markes der Reaction leichter zugänglich sind. Auch die Zellen in der oberflächlichsten Schichte der Grosshirnrinde, sowie die kleinen Elemente, die von Golgi innerhalb der Glomeruli olfactorii nachgewiesen wurden, u. s. w., zeichnen sich nach Cajal's und van Gehuchten's Angaben durch ihre Resistenz gegen die Reaction aus.

Sind die Golgi'schen Praeparate haltbar? — Von verschiedenen Seiten sind Klagen über ihre Vergänglichkeit laut geworden. Indess kann ich versichern, dass meine nach der dargelegten Methode schon vor etwa zwei Jahren angefertigten Praeparate noch heute von demselben Aussehen sind, wie im frischen Zustande.

Hierzu sind noch folgende Bemerkungen betreffs weiterer Specialfälle nachzutragen.

Rückenmark von Hühnerembryonen. An keinem Objekt treten uns die wichtigsten Organisationsverhältnisse des Rückenmarkes mit gleicher schematischer Klarheit entgegen, wie an diesem, und auch über die Histiogenese der nervösen Elemente und der Neuroglia gewinnen wir hier die übersichtlichsten Anschauungen. Die Impraegnation gelingt schon am 3. bis 4. Tage der Bebrütung (Lenhossék, Cajal), indess liefern etwas spätere Stadien constantere und klarere Ergebnisse. Die gelungensten Bilder erhält man vom 7.—10. Tag. Sehr häufig schwärzen sich auch die Zellen der Spinalganglien, die nach Cajal's Entdeckung beim Hühnchen (ebenso wie nach His beim menschlichen Embryo) in der Embryonalperiode alle bipolar sind. Embryonen bis etwa zum 5. Tage werden in toto behandelt, bei älteren trennt man durch einen Längsschnitt die Wirbelsäule mitsammt den umgebenden Weichtheilen vom übrigen Körper ab und zerlegt sie noch in 2—3 Querstücke. Die Einwirkungsdauer der Osmiobichromlösung sei hier kurz; sie schwankt zwischen 12—48 Stunden. Ramón y Cajal empfiehlt für Neuroglia: 12 bis 20 Stunden, für Nervenzellen 20—24, für Nervenfasern 24—36 Stunden.

Rückenmark der neugeborenen Ratte und Maus. Da bei diesen Nagern die Wirbelsäule zur Zeit der Geburt noch so gut wie knorpelig ist, braucht das Rückenmark ebenso wenig wie beim Hühnchen aus ihr herausgehoben zu werden, sondern kann nach Ablösung durch einen Längsschnitt vom Körper und oberflächlichem Wegpraepariren der Weichtheile mitsammt ihr geschnitten werden. Dies hat den Vortheil, dass man dabei häufig auch die Spinalganglien und die extramedullaren Theile der Nervenwurzeln impraegnirt erhält. An den Zellen der ersteren gelangt die Ranvier'sche Theilung trefflich zum Ausdruck und man kann oft mit grosser Deutlichkeit den (schwächeren) centralen Theilungsast bis in das Mark hinein, den (stärkeren) peripherischen in die Bahn der gemischten Rückenmarksnerven verfolgen. Zur Darstellung der Spinalganglien lässt man die Golgi'sche Mischung nur 24 Stunden einwirken, während zur Färbung der Elemente des Markes eine längere Einwirkungsdauer (2—6 Tage) erforderlich ist. Es kann bei diesen Thieren auch das Gehirn in der noch uneröffneten Schädelkapsel behandelt und geschnitten werden.

Kleinhirn. Man bedient sich am vortheilhaftesten des Kleinhirns

von Embryonen und neugeborenen Thieren; da aber in der Kleinhirnrinde die meisten Fasern auch im entwickelten Zustande theils marklos sind, theils nur dünne Myelinscheiden besitzen, liefern oft auch mehrere Wochen alte oder gar ganz ausgewachsene Thiere gelungene Bilder. Die vollkommensten Praeparate erhielt ich am Kleinhirn von neugeborenen Meerschweinchen und Katzen. Die auf die Axe der Windungen senkrechten Schnitte bieten mehr dar, als solche, die parallel damit angelegt sind, namentlich tritt die herrliche baumförmige Verästelung der Purkinje'schen Zellen aus bekannten Gründen nur an ersteren zu Tage, doch sind natürlich auch letztere für das Studium gewisser Verhältnisse (namentlich der Parallelfasern der Molekularschicht) unentbehrlich. Einwirkungsdauer der Golgi'schen Lösung: 3—4—5 Tage. Beim menschlichen Embryo ist es mir bis jetzt an der Kleinhirnrinde ebenso wenig wie an der Grosshirnrinde gelungen, zufriedenstellende Resultate mit der Golgi'schen Methode zu erzielen, während oft das Rückenmark derselben Exemplare hübsche Bilder ergab. Es scheint also bei dem Cortex cerebri et cerebelli der Erfolg der Impraegnation noch in höherem Maasse als beim Rückenmark an absolute Frische des Materials geknüpft zu sein.

Grosshirnrinde. Zum Studium derselben empfehlen sich vornehmlich die kleinsten Säuger, neugeborene oder junge Mäuse und Ratten, und zwar aus dem Grunde, weil deren Grosshirn in toto geschnitten werden kann und so topographisch übersichtliche Bilder liefert, an denen auch die Beziehungen der Rinde zu dem Balken und den inneren Ganglien zur Ansicht gelangen. Die im Nachfolgenden mitzutheilenden Anweisungen sind einer unlängst erschienenen, ausführlichen und verdienstvollen Arbeit R. y Cajal's[11]) entnommen. Nach diesem Forscher ist die für die Impraegnation der Nervenzellen der Grosshirnrinde günstigste Periode nicht bei allen kleinen Säugern die gleiche. Für die Maus schwankt sie zwischen dem 8. und dem 25.—30. Tag, für das Kaninchen, dessen Grosshirnrinde bei der Geburt entwickelter ist, als diejenige der Maus, zwischen dem 1. und dem 15. Tag nach der Geburt.

Zur Härtung bleiben die Stücke 2—3, oder wenn es sich um das Gehirn etwas grösserer Species (Kaninchen, Meerschweinchen, Katze) handelt, fünf Tage in der osmiobichromischen Lösung. Bei erwachsenen Thieren sogar 8—15 Tage. Uebrigens hat sich die Einwirkungsdauer dieser Lösung auch darnach zu richten, welche Elemente der Rinde man hauptsächlich zur Darstellung bringen möchte. So erfordert die Färbung der in der Molekularlage befindlichen Elemente beim 8tägigen Kaninchen, wo sie sich am leichtesten darstellen lassen, eine ungefähr 5tägige Einwirkung, während die aus der weissen Substanz in die Rinde eindringenden und in ihr frei endigenden Collateralen (von Cajal entdeckt) 6—7 Tage erheischen. Oft unterbleibt die Reaction, weil man die Hirnstücke zu lange dem Golgischen Gemisch ausgesetzt hatte. In solchen Fällen kann man die misslungenen Stücke von Neuem behandeln, d. h. sie für 24—36 Stunden in das Golgi'sche Gemisch und für ebensoviel in die Silberlösung einlegen. Oft erhält man durch diese „doppelte Methode" (Cajal) treffliche Resultate und namentlich schwärzen sich damit gelegentlich Zellen, die der gewöhnlichen Methode trotzen.

Die für die Untersuchung der äussersten Rindenschichten so störenden Niederschläge auf der Oberfläche der Stücke vermeidet Cajal einfach dadurch, dass er auf letztere im frischen Zustande eine Schicht geronnenen Blutes aufträgt, die da festklebt und das Eindringen der Niederschläge verhindert, eine Methode, die Cajal auch beim Studium der Netzhaut befürwortet. Die Beseitigung desselben Uebelstandes bezwecken die etwas umständlicheren Verfahren Martinotti's[12]) und

---

[11]) S. Ramón y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule. Tome VII, 1891.

[12]) C. Martinotti, Congresso medico di Pavia, seduta VI. Riforma medica, 12. Okt. 1887.

Sehrwald's.[13]) Martinotti bereitet aus Filtrirpapier und destillirtem Wasser einen Brei, den er auf die schon chromdurchtränkten Stücke vor der Einwirkung der Silberlösung aufträgt. Sehrwald erhielt mit dieser Methode keine brauchbaren Resultate und empfiehlt statt ihrer folgendes Verfahren: Man bettet die Objecte nach der Behandlung mit dem Golgischen Gemisch in 10 % wässerige (warme) Lösung von Gelatine ein, die in der Kälte zu einer elastischen, leicht schneidbaren Masse erstarrt. Hierauf kommt das Stück in die Silberlösung. Der Gelatinemantel wird vor dem Schneiden in warmem Wasser, dem Chromsilber im Ueberschuss zugesetzt ist, beseitigt. Letztere Vorsicht ist wichtig, da reines Wasser das Dichromsilber vollkommen auflöst und dadurch die Färbung vernichtet.

Nach diesen Beispielen ist es wohl überflüssig, auf die Behandlung der übrigen Theile des Centralnervensystems, wie Mittelhirn, Oblongata, Lobus olfactorius, Ammonshorn u. s. w. näher einzugehen; sie erfolgt bei allen in derselben Weise. Zur Untersuchung des Riechlappens stellen nach van Gehuchten neugeborene und einige Tage alte Hunde und Katzen die besten Objecte dar. Hier sind, wegen des longitudinalen Verlaufs der Olfactoriusfasern Längsschnitte am Platze.

Netzhaut. Die Golgi'sche Methode liefert an der Retina bei gelungener Impraegnation Bilder von unübertroffener Schönheit, jedoch ist dies das Object, das — nebst dem Sympathicus — der Reaction die grössten Schwierigkeiten entgegenstellt. Vor der Methylenblaufärbung, die zur Darstellung der Netzhautelemente ebenfalls ausgezeichnet geeignet ist und allerdings constante Ergebnisse liefert, hat sie den Vorzug, dass sie die Anfertigung tadelloser Querschnitte gestattet, was bei jener bis jetzt nicht ermöglicht ist. Nach meinen eigenen, allerdings fragmentarischen Erfahrungen möchte ich von Säugern das Auge des neugeborenen albinotischen Kaninchens als Object erster Versuche empfehlen. Cajal's erfolgreiche Versuche wurden am Auge erwachsener Vögel angestellt. Das Auge wird in der Frontalebene halbirt, Cornea, Linse und auch der Glaskörper sorgfältig entfernt. Des Rathes von Cajal, auf die Innenfläche der Netzhaut etwas Blut zu bringen, wurde oben Erwähnung gethan. Eventuell können die beiden anderen Methoden zur Anwendung kommen. Einwirkungsdauer des Golgi'schen Gemisches: 2—4 Tage. Am leichtesten impraegniren sich die Müller'schen Stützzellen, die man fast bei jedem Versuch in Form dichter, schwarzer, die Retina durchquerender Parallelstreifen impraegnirt erhält, dann die sog. bipolaren Zellen und die „Spongioblasten" H. Müller's.

R. y Cajal, der auf diesem Gebiete wohl über die grösste Erfahrung verfügt, lobt in einem unlängst erschienenen Aufsatze[14]) zur Darstellung der Netzhaut die schon oben erwähnte doppelte Methode, und zwar folgendermaassen ausgeführt:

1) Einlegen der Netzhaut sammt Sclerotica auf 24 Stunden in das Golgi'sche Gemisch.

2) 24stündige Impraegnation in 1 % Ag $NO_3$-lösung.

3) Neues Eintauchen in eine etwas schwächere Osmiobichromlösung (1 % Osmium = 1; 2,5 % Kali bichromicum = 10).

4) Abermalige Behandlung während 24 Stunden mit Silberlösung.

Bezüglich der Einbettung möchte ich bemerken, dass es hier günstig ist, das Object etwas länger (½ Stunde) in der Celloidinlösung zu lassen.

Nicht weniger, als für Gehirn und Rückenmark eignet sich die Golgi'sche Methode zur Darstellung des peripherischen Nervensystems. Allerdings wird hier durch die Inconstanz der Ergebnisse die

---

[13]) E. Sehrwald, Die Verminderung der peripheren Niederschläge bei Golgi's Chromsilberfärbung. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. VI. 1889, S. 456.

[14]) S. R. y Cajal, Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. La retina de los batracios y reptiles. Barcelona 1891. p. 26.

Geduld des Forschers oft auf eine harte Probe gestellt. Gelungene Impraegnationen entschädigen aber dann reichlich durch die Praegnanz der Bilder, durch die neuen Thatsachen, die sie uns darbieten für die Misserfolge. Von den Ergebnissen, die durch die Methode auf diesem Gebiet erreicht wurden, mag nur auf die schönen Befunde Golgi's, Cajal's, van Gehuchten's,[15] Riese's,[16] v. Kölliker's, Retzius',[17] von Brunn's[18] über die Nervenendigungen in der Riechschleimhaut, dem Ovarium, den Darmzotten, dem Pankreas, dem Gehörorgan, der Haut, der Milz, der Niere, den Muskeln der Arthropoden und vor Allem in Betreff der Verhältnisse des Sympathicus hingewiesen werden. Es stehen uns hier gewiss durch die Golgi'sche ebenso wie auch durch die Ehrlich'sche Methode in nächster Zukunft die überraschendsten Aufklärungen bevor. Im Allgemeinen ist für das peripherische Nervensystem eine längere Einwirkungsdauer der Osmiobichromlösung erforderlich, als bei den Centralorganen; 6—8 Tage bilden die Regel. Die schönsten Erfolge liefert die schon öfters erwähnte doppelte Methode, die hier das Feld beherrscht; sie kann als Normalmethode der Golgi'schen Behandlung für peripherische Nervenzellen und Nervenfasern gelten. Nach dem, was ich darüber oben dargelegt habe, brauche ich sie wohl nicht nochmals zu schildern, und möchte nur so viel erwähnen, dass das Geheimniss des Erfolges dabei hauptsächlich darin liegt, dass die erste Impraegnation an Stärke etwas über die Norm hinausgehen muss. — Bezüglich des Sympathicus, über den neue Mittheilungen von Kölliker,[19] Cajal[20] und v. Gehuchten[21] vorliegen, möchte ich mittheilen, dass nach diesem letzteren Forscher die besten Ergebnisse am Grenzstrange (und zwar am Halstheile) vom 14- bis 18tägigen Hühnerembryonen erhältlich sind. Cajal empfiehlt bei Misslingen der doppelten Methode den Versuch einer dritten Impraegnation. Die Ganglien werden nicht herauspraeparirt, sondern mitsammt der Wirbelsäule und den umgebenden Weichtheilen geschnitten. Die Anwesenheit einer dicken Schicht der letzteren ist unentbehrlich, und zwar aus dem Grunde, damit die Ganglien in Folge ihrer tiefen Lage von den Flüssigkeiten nur langsam erreicht werden.

Wirbellose Thiere. Der erste, der die Golgi'sche Methode zur Erforschung des Nervensystems wirbelloser Thiere angewendet hatte, war Nansen,[22] indess schien dieser Forscher damit keine besonderen Erfolge erzielt zu haben. Meine eigenen Versuche, die an Lumbricus gemacht wurden,[23] und vor Kurzem (a. a. O.) auch von Retzius mit bestem Erfolg

---

[15]) A. van Gehuchten, Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. La cellule, tome VI., 1890, p. 395.

[16]) H. Riese, Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugethiere und des Menschen. Anat. An. Jahrg. VI., 1891, S. 401.

[17]) G. Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm 1892.

[18]) A. v. Brunn, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXXIX, 1892, S. 632. — Derselbe: Die Endigung der Olfactoriusfasern im Jacobson'schen Organ des Schafes. Daselbst, S. 651.

[19]) A. von Kölliker, Histologische Mittheilungen. Würzburger Sitzungsberichte, 23. Nov. 1889.

[20]) S. R. y Cajal, Pequenas contribuciones etc. Estructura y conexiones de los ganglios simpàticos. Barcelona 1891.

[21]) A. van Gehuchten, La cellules nerveuses du sympathique chez quelques Mammifères et chez l'Homme. La Cellule, Tome VIII, 1892, p. 83.

[22]) Fritjof Nansen. The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central nervous System. Bergens Museums Aarsberetning. Bergen 1887, S. 77.

[23]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30, 1892.

wiederholt worden sind, zeigen, dass die Golgi'sche Methode sich bei richtiger Anwendung auch bei Wirbellosen trefflich bewährt, indem sie nicht nur die Nervenelemente des Bauchmarkes und des Gehirns, sondern auch die Bestandtheile des peripherischen Nervensystems: die in die Epidermis eingeschalteten sensibeln Nervenzellen, die von ihnen entspringenden peripherischen sensibeln Fasern, die geflechtartigen Endigungen der motorischen Nerven in den Muskeln, sowie auch das reiche, zellenhaltige sympathische Geflecht, das sich in der Darmwand, um die stärkeren Blutgefässe herum, in den Drüsen etc. ausbreitet, in grosser Vollendung zur Darstellung bringt. Freilich ist auch hier angesichts der nicht eben seltenen Fiascos vielfach das alte Wort: „Geduld bringt Rosen" zu beherzigen. In Betreff des Regenwurms vermag ich folgende Winke anzugeben: Man narkotisirt die Thiere in Wasser, dem einige Tropfen Chloroform zugesetzt sind, bis sie vollkommen schlaff werden, was gewöhnlich nach einigen Minuten erfolgt. Nun hält man das Thier vor das Licht, um den Zustand des Darms bei durchfallendem Licht zu untersuchen; selten ist der ganze Darm gefüllt, gewöhnlich weist er leere Strecken auf, ja unter mehreren Würmern wird man stets einige finden, deren Darm der ganzen Länge nach leer ist. Man entnimmt den entsprechenden Exemplaren oder der entsprechenden Stelle kleine Querstücke von 3—4 mm Länge und bringt sie auf 3—6 Tage in die Golgi'sche Mischung, dann für weitere 2 Tage in die Silberlösung. Die Stücke können dann ohne besondere Einbettung nach rascher Härtung in abs. Alkohol oder auch ohne solche zwischen Hollundermark geschnitten werden. Ist der Erfolg bei der ersten Impraegnation ausgeblieben, so bedient man sich der doppelten Methode, der man sich auch hier bald mehr und mehr als dem Normalverfahren zuwenden wird. Die übersichtlichsten Bilder gewinnt man an frontalen Längsschnitten, die sich mit Hülfe der oben dargelegten raschen Celloidineinbettung leicht effectuiren lassen.

## Allgemeines über die Nervenzellen.

Die Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes gehören bekanntlich alle dem multipolaren Typus an. Im Jahre 1851 machte Rudolf Wagner[1]) an den Nervenzellen der elektrischen Lappen am Torpedogehirn die Wahrnehmung, dass von diesen Fortsätzen nur ein einziger, seltener noch ein zweiter mit einer Nervenfaser zusammenhängt, während die übrigen mit den Fasern in keiner direkten Beziehung stehen. Nachdem auch Remak (1854)[2]) aus dem Rückenmark des Ochsen über ähnliche Erfahrungen berichtet hatte, wurde von Deiters[3]) die Wagner'sche Beobachtung auf Grund umfassender Untersuchungen bestätigt und als ein Gesetz von allgemeiner Geltung, als ein Structurprincip sämmtlicher centralen Nervenzellen hingestellt. Die Fortsätze der Nervenzellen zerfallen nach Deiters in zwei Kategorien. Die meisten unterliegen fast gleich von ihrem Ursprunge an einer fortschreitenden Verästelung und verlieren sich in ihren unmessbar feinen Endzweigchen in der „porösen Grundsubstanz". Deiters bezeichnet diese Ausläufer, in die die Masse der Zelle unverändert einzutreten scheint, als Protoplasmafortsätze. Davon unterscheidet sich durch sehr be-

---

[1]) R. Wagner, Handwörterbuch der Physiologie, herausgegeben von R. Wagner, Bd. III., Abth. 1, S. 377.

[2]) E. Remak, Ueber multipolare Ganglienzellen, Berichte über die Verhandl. d. k. preuss. Akad. Berlin, 1854, S. 29.

[3]) O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig, 1865, S. 55.

stimmte Merkmale ein einzelner Fortsatz, der von Anfang an mehr das Aussehen eines Axencylinders darbietet und unverästelt direkt zur Bildung einer dunkelrandigen Nervenfaser schreitet. Dies ist der Nervenfaser- oder Axencylinderfortsatz.

In der Deiters'schen Verallgemeinerung lag ohne Frage ein ausserordentlicher Fortschritt in der Erkenntniss des Nervensystems und mit Recht durfte Henle in seiner meisterhaften historischen Zusammenstellung[1]) sagen, dass dadurch eine neue Basis in der Anatomie des Nervensystems geschaffen wurde.

Auch heute stehen wir noch auf dem Standpunkte der Deitersschen Classification. Wichtige Zusätze sind allerdings hinzugetreten. Auch müssen wir auf Grund neuester Erfahrungen unsere Anschauungen über die Bedeutung der beiden Arten von Fortsätzen in dem Sinne etwas modificiren, dass wir den Gegensatz zwischen ihnen nicht mehr in jener schroffen Form festhalten können, wie sie noch bei Deiters vorherrscht. Bei beiden handelt es sich um verzweigte Ausläufer der Nervenzellen, deren Verzweigung aber bei der einen Gattung gleich an der Zelle bei der anderen in grosser Entfernung davon erfolgt.

Es soll dies in den folgenden Blättern ausführlich besprochen werden. Auf einen Irthum von Deiters möchte ich indess gleich an dieser Stelle eingehen. Von den Protoplasmafortsätzen liess Deiters zarte seitliche Aestchen vom Charakter dunkelrandiger Nervenfasern entspringen und so die Zelle ausser mit dem Axencylinderfortsatz noch mit einem zweiten System von Nervenfasern in Zusammenhang treten. Diese schon von M. Schulze in der Vorrede des von ihm herausgegebenen Deiters'schen Werkes als unwahrscheinlich bezeichnete Angabe fand in der Folge von keiner Seite Bestätigung, während die sonstigen Aufstellungen des hervorragenden, der Wissenschaft zu früh entrissenen Forschers, spec. die von ihm eingeführte Eintheilung der Fortsätze sich bald der allgemeinen Zustimmung zu erfreuen hatten.

Bezüglich der Terminologie wäre zu bemerken, dass der Axencylinderfortsatz jetzt (seit Gerlach) fast allgemein Nervenfortsatz heisst (auch „functioneller Fortsatz" nach Golgi), und dass für die protoplasmatischen Ausläufer die von His vorgeschlagene Bezeichnung „Dendriten" vielfach Anklang gefunden hat.

Die Methode, der sich Deiters bei seinen Untersuchungen bediente, war die der Isolation nach vorhergehender Behandlung des Rückenmarkes mit schwacher Lösung von Kali bichromicum. Auch in der Folge bis zum epochemachenden Auftreten Golgi's war es hauptsächlich das Zerzupfungsverfahren, das zur Darstellung der Nervenzellen benutzt wurde. Hatten nun auch spätere Forscher — vor allen Gerlach — an der Hand dieses Verfahrens viel vollendetere Bilder erzielt als Deiters, so lag es doch in der Natur der Sache, dass man bei einer Technik,

[1]) J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. III, Nervenlehre. Braunschweig, 1871, S. 26.

die die Zelle aus allen ihren Beziehungen herausreisst, über den von Deiters erreichten Standpunkt nicht erheblich hinauszukommen vermochte.

Die Angaben, die innerhalb der Periode zwischen Deiters (1865) und Golgi (Hauptwerk 1885) auftauchten und grössere Aufmerksamkeit auf sich lenkten, sind folgende:

1) Von zahlreichen Forschern wurde eine direkte Verbindung benachbarter Nervenzellen untereinander durch ihre Protoplasmafortsätze als unzweifelhafte Thatsache hingestellt. Diese Annahme tritt uns, begünstigt durch physiologische Ueberlegungen, schon von Valentin (1838) an bis auf unsere Tage in allen denkbaren Färbungen entgegen. Bald handelt es sich um breitere Verbindungsäste, sog. Anastomosen, bald um den Uebergang zartester Endreiserchen in einander; bald wird nur einigen der Fortsätze solche Dignität zugetheilt, bald werden alle Ausläufer ausser dem nervösen schlechthin als Intercellularbrücken aufgefasst. v. Kölliker hat gegen diese Anschauungen von Anfang an beharrlich Fronte gemacht.

2) Mehrere Forscher (Rudanovsky, Schiefferdecker, Beisso u. a.) glaubten an allen Nervenzellen mehr als einen einzigen typischen Nervenfortsatz wahrgenommen zu haben.

3) Die grösste Beachtung und lebhafteste Discussion erfuhren die Ausführungen Gerlach's.[5]) Sie berühren die principiell wichtigsten Probleme der Structur des Nervensystems und versuchen über die Beziehungen zwischen Nervenzellen und Nervenfasern ein bestimmtes Schema aufzustellen. Mit Hülfe der schon vorhin erwähnten Goldfärbung gelang es Gerlach, an allen Stellen der grauen Substanz ein überaus reiches Geflecht zartester Nervenfasern nachzuweisen. Hier liegt ein positiver Befund vor. Gerlach fasste dieses von ihm entdeckte Fasergewirr als ein wirkliches, engmaschiges Netz, ein echtes Reticulum auf und leitete es aus den mit ihren feinen Endverästelungen gitterförmig verschmolzenen Protoplasmafortsätzen ab. Es würden also nach dieser Auffassung alle Nervenzellen der Centralorgane geradezu ein Continuum miteinander bilden. Aus dem Netze sollen sich nun auf der anderen Seite wieder, durch allmähliges Zusammentreten der Aestchen, breitere Fasern entwickeln, die theils in die weisse Substanz der Stränge eintreten, theils sich an die einstrahlenden Bündel der hinteren Wurzeln anschliessen. Somit hätten also die Nervenfasern eine doppelte Ursprungsweise:

1) direkt als Nervenfortsätze aus den Zellen;

2) indirekt aus den Dendriten durch Vermittelung des Nervennetzes.

Letztere Ursprungsweise wurde von Gerlach namentlich für die sensibeln Wurzeln in Anspruch genommen. Einen direkten Ursprung sensibler Fasern hielt Gerlach aus dem Grunde für unwahrscheinlich, da er an den Nervenzellen der

---

[5]) J. Gerlach, Von dem Rückenmark, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II, 1871. S. 682.

Clarke'schen Säulen, zu denen die Faserbündel der hinteren Wurzeln augenscheinlich Beziehungen erkennen lassen, einen Nervenfortsatz stets vermisste, und er glaubte es „sicher aussprechen zu dürfen, dass nicht alle Ganglienzellen Nervenfortsätze besitzen." Am leichtesten können wir uns Gerlach's Auffassung über die Ursprungsweise der sensibeln Fasern durch den Vergleich des Gerlach'schen Netzes mit dem Capillarnetz der Blutgefässe vergegenwärtigen; den in das Capillarnetz einmündenden Arterien würden die Dendriten, den sich daraus entwickelnden Venen die Fasern der hinteren Wurzeln entsprechen.

Gerlach's Anschauungen wurden am entschiedensten von Boll[6]) getheilt, der das von jenem Forscher vertretene Schema auch in der Kleinhirnrinde nachzuweisen versuchte, indem er aus den buschigen protoplasmatischen Verästelungen der Purkinje'schen Zellen durch Zusammenfliessen der Zweigchen neue, rückläufige Nervenfasern ableitete. Aehnliches nahmen Rindfleisch[7]) und Schwalbe[8]) für die Pyramidenzellen der Grosshirnrinde an. Für wirbellose Thiere fand Gerlach's Hypothese den eifrigsten und consequentesten Vertreter in B. Haller,[9]) der in einer Reihe sorgfältig ausgeführter Publicationen die doppelte Ursprungsweise der Nerven, theils als direkte Ausläufer der Nervenzellen, theils aus dem centralen Nervennetz der Punktsubstanz zu begründen bestrebt war.

Betrachten wir nun die Aufschlüsse, die uns die neueren Methoden, namentlich Golgi's Verfahren, vermittelten und den Standpunkt, den wir nun auf Grund derselben diesen Fragen gegenüber einzunehmen haben.

Bei einer Besprechung der Golgi'schen Bilder muss vor allem die Klarheit und Vollständigkeit hervorgehoben werden, womit durch diese Methode die Zellen mit sammt ihren Ausstrahlungen zur Darstellung gebracht werden können. Erst auf Grund dieser Bilder gewannen wir vollkommene und, da die Zellen inmitten ihrer natürlichen Beziehungen hervorgerufen werden, nach allen Richtungen hin zuverlässige Bilder ihrer Form und Verästelungsweise. Wir dürfen jetzt sagen, dass was wir bis dahin sehen konnten, fast immer Fragmente, verstümmelte Exemplare oder Zerrbilder waren. Die Forschung ist nunmehr aus dem Stadium problematischer Vermuthungen in eine positivere Aera eingetreten. Es handelt sich nicht mehr um Conjecturen, sondern um handgreifliche Beobachtungen.

---

[6]) F. Boll, Die Histologie und Histogenese der nervösen Centralorgane. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. IV., 1874. S. 71.

[7]) E. Rindfleisch, Zur Kenntniss der Nervenendigung in der Grosshirnrinde, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. VIII., 1872, S. 453.

[8]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, S. 732.

[9]) Béla Haller, 1) Untersuchungen über marine Rhipidoglossen II. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 11, 1885. — 2) Ueber die sogenannte Punktsubstanz im Centralnervensystem. Ebend. Bd. 12, 1886. — 3) Beiträge zur Kenntniss der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer. Arbeiten aus d. zool. Institut zu Wien. Bd. 8, 1889. — 4) Ueber das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthagoriscus mola. Morph. Jahrbuch, Bd. 17, 1891.

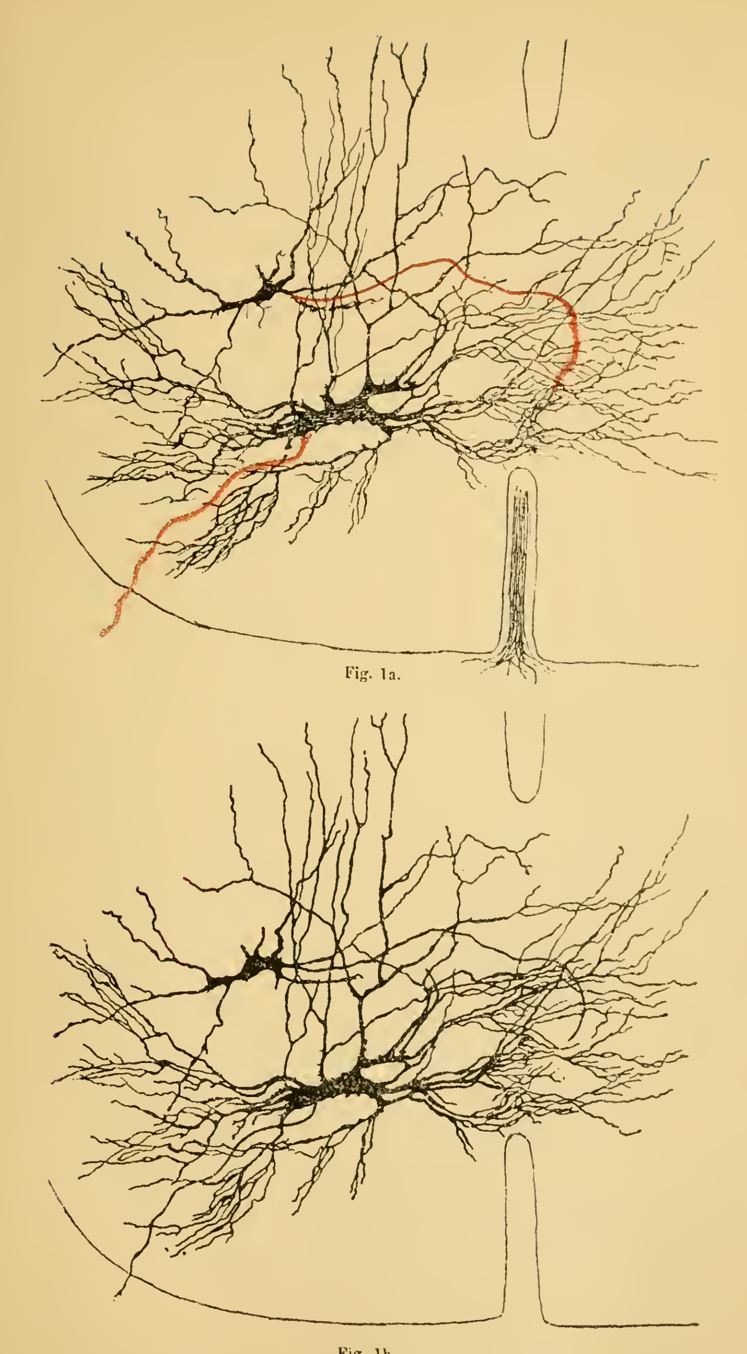


Fig. 1a.

Fig. 1b.

Fig. 1a u. b. Motorische Vorderhornzelle und Commissurenzelle aus dem Rückenmark des neugoborenen Hundes nach R. y Cajal. (Nuevas observaciones sobre la estructura de la medula espianl.

Dies merken wir sofort an diesen so markanten Bildern. An den meisten tritt uns ein Reichthum der Verästelung entgegen, wovon man eigentlich vormals keine richtige Vorstellung hatte. Wer sollte nicht überrascht sein z. B. beim Anblick einer in gelungener Weise geschwärzten Purkinje'schen Zelle, einer motorischen Vorderhornzelle u. s. w. Wir sehen dem Zellkörper ein luxuriöses Buschwerk von Dendriten entströmen, dem gegenüber die Zelle oft geradezu in den Hintergrund tritt.

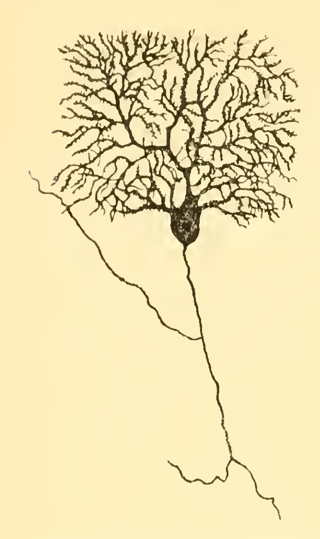


Fig. 2. Purkinje'sche Zelle aus der Kleinhirnrinde einer 15tägigen Katze nach Cajal (Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. 1890 Bd. VII H. I Fig. 2).

Halten wir uns zunächst an das Centralnervensystem der höheren Wirbelthiere, so finden wir an Golgi-schen Präparaten die beiden Fortsatzkategorien durch sehr bestimmte histologische Merkmale von einander unterschieden. Die Dendriten zeigen ein ganz bestimmtes Gepräge. Breit und derb, echte zerklüftete Protoplasmaantheile an ihrem Ursprunge, verdünnen sie sich allmählig durch vielfache hirschgeweihartige Theilungen. Bezeichnend für sie ist vor Allem ihre knorrige Beschaffenheit, indem sie bis in ihre Endverästelung hinein mit zahlreichen unregelmässigen Verdickungen, Varicositäten besetzt, bei gewissen Zellsorten sogar, wie bei den Purkinje'schen Zellen, den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde, mit einer characteristischen continuirlichen reifartigen Auflagerung versehen sind. Die Ausdehnung der Dendriten ist oft eine enorme; so umspannen sie z. B. im Marke weite Bezirke des Querschnittes, strahlen nach allen Richtungen auseinander, treten durch vordere und hintere Commissur hindurch auf die andere Seite hinüber, ragen auch vielfach — Golgi's, Kölliker's und Cajal's Befunden gemäss — tief in die weisse Substanz hinein; so streben sie in der Rinde des Gross- und Kleinhirns aus deren Tiefe fast bis zur Oberfläche empor. Die Art und Weise ihres Ursprungs, ihrer Verästelung ist an den verschiedenen Zellgattungen eine sehr mannigfaltige; sie ist es, die, nebst der Gestalt des Zellkörpers sowie der Abgangsweise des Nervenfortsatzes, die Eigenart einer jeden Zellsorte bedingt. Es ist überraschend, welche Mannigfaltigkeit bestimmter Formen mit verhältnissmässig so einfachen Mitteln zu Stande gebracht wird.

Indem sich die Verästelungen der Dendriten bis in ihre zartesten Enden hinein mit grosser Leichtigkeit verfolgen lassen, ergab sich bestimmt die wichtige Thatsache, dass die Dendriten alle frei endigen, entweder spitz auslaufend oder mit Terminalknötchen besetzt. Weder zwischen

den Aestchen ein und derselben Zelle, noch zwischen denen benachbarter Exemplare bestehen Verbindungen. Sind auch augenblicklich noch nicht alle Lokalitäten des Nervensystems, noch nicht alle Thiergruppen daraufhin mit den neuern Methoden untersucht, so genügt schon das vorliegende Material vollkommen zu einer Verallgemeinerung des Satzes. Jene vermeintlichen Anastomosen beruhen auf Täuschung. Das freie Auslaufen der Dendriten endgültig festgestellt zu haben, ist Golgi's[10]) unbestrittenes Verdienst. Auch für Wirbellose gilt das gleiche Verhalten; hier verdanken wir dessen bestimmten Nachweis Retzius dessen umfassende Untersuchungen an der Hand der Methylenblauinfusion angestellt wurden.



Fig. 3. Pyramidenzelle der Grosshirnrinde der Maus nach R. y Cajal (Sur la structure de l'écorce) cérébrale de quelques mammifères, La Cellule 1891 Fig. 7).

Obgleich dieses wichtige Structurprincip auch an Golgi's Präparaten vom Nervensystem erwachsener Thiere und Menschen vielfach zur Anschauung kommt, so gewährt hierüber doch die Benützung des embryonalen oder noch nicht ganz markhaltigen Nervensystems viel klarere Bilder. In's hellste Licht wird aber die Thatsache gerückt, wenn wir zurückgehen auf die ersten Stadien der Entwicklung, auf die Periode, da sich die Dendriten eben anlegen. Die ersten richtigen Andeutungen über die Entstehungsweise der Dendriten verdanken wir schon

[10]) C. Golgi, Sulla fina Struttura dei Bulbi olfatorii. Reggio Emilia, 1875. — Recherches sur l'histologie des Centres nerveux. Archives italiennes de Biologie T. III und IV. 1883. — Considerations anatomiques sur la doctrine des localisations cérébrales. Daselbst, T. II. 1882. — Sulla fina anatomia degli organi centrali del Sistema nervoso. Milano, Hoepli 1885/6, — Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anzeiger, Jahrg. V. 1890, S. 372.

His.[11]) Indess bestimmter als an gewöhnlichen gefärbten Serien konnte dieser Vorgang unlängst bei sehr jungen Vogelembryonen an der Hand der Golgi'schen Methode verfolgt werden [Cajal,[12]) Lenhossék[13])]. Es zeigte sich, dass die Nervenzellen des Medullarrohres in der ersten Anlage eine durchaus glatte Oberfläche darbieten; sie gehen als abgerundete, plumpe Gebilde einfach birnförmig in den schon frühzeitig vorhandenen Nervenfortsatz über. Indess nicht lange verbleiben sie auf diesem Stadium, auf dem wir sie mit His als Neuroblasten bezeichnen, denn bald stellen sich an ihrer Oberfläche kleine Höckerchen, zackige Vorragungen ein. Es bemächtigt sich ihrer ein besonderer Trieb, die peripherischen Theile ihres Protoplasmas nach allen Richtungen hin auszustrecken. Jene Vorsprünge verlängern sich allmählig zu ansehnlicheren Fortsätzen und erhalten durch fortschreitende Verlängerung und Aufsplitterung nach und nach ihre spätere Complication. Die Dendriten entstehen viel früher als man es bisher vermuthet hatte. Beim Hühnchen begegnet man schon am dritten Tage deren ersten Spuren; beim Menschen dürfte das erste Auftreten solcher in die Zeit zwischen der 2. und 3. Woche fallen (Lenhossék). Das endgültige Verhalten wird allerdings erst spät erreicht. So sehen wir denn, dass die vollkommene Unabhängigkeit der Zellen von einander schon in der Art ihrer ersten Entwicklung begründet ist. Sie sind selbstständige Individuen, die auch späterhin blos in Contaktbeziehungen zu einander stehen. Allerdings wird dieser Contakt von einer innigen Durchflechtung getragen, indem die baumförmigen Verästelungen benachbarter Zellen in grossartigster Weise ineinander greifen. Aus dieser dichten Verfilzung, an der sich, wie wir sehen werden, vielfach noch andere Elemente, verästelte Nervenfasern, Collateralen, Neurogliaelemente, Blutgefässcapillaren betheiligen, geht eben das compakte Gefüge von Hirn und Rückenmark hervor; bei der ausserordentlichen Reichhaltigkeit dieses Filzes scheint es nicht gerade unabweislich, noch eine besondere ungeformte Zwischensubstanz, die als Lückenbüsserin zwischen den faserigen und zelligen Bestandtheilen dienen sollte, für die ja durchaus keine einwandfreien positiven Anhaltspunkte vorliegen, herbeizuziehen.

Der Nervenfortsatz, durch die Golgi'sche Methode leicht nachweisbar, ist an fast allen Nervenzellen der Centralorgane in der Einzahl vorhanden. Nur an drei Lokalitäten ist es bisher gelungen, Zellen mit mehreren Nervenfortsätzen nachzuweisen. In der oberflächlichsten Schichte der Grosshirnrinde

[11]) W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abh. der math.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV, 1889.

[12]) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet. Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, S. 609.

[13]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. des X. internat. medic. Congresses. Berlin 1890, Bd. II, S. 115.

(Zellenarme oder Molekularschicht) hat Cajal[14]) unlängst eine eigenartige Zellenform entdeckt, unter deren horizontal ausgebreiteten Aesten sich 2—4 und noch mehr finden, die die Charaktere von Nervenfortsätzen an sich tragen. Aehnliche Zellen finden sich nach demselben Forscher im Lobus opticus[15]) der Vögel, sowie auch in deren Substantia gelatinosa Rolandi[16]). An den betreffenden Stellen des Lobus opticus lässt allerdings v. Gehuchten in einer seitdem erschienenen Arbeit[17]) nur einen von den Ausläufern als Nervenfortsatz gelten. Sonst sind — soweit bisher bekannt — alle Zellen im Gehirn und Rückenmark blos mit einem einzigen ausgestattet. Das peripherische Nervensystem, spec. die sympathischen Geflechte in den Eingeweiden enthalten allerdings zahlreiche Zellformen, deren sämmtliche Fortsätze, 2—3 und mehr, nervöse zu sein scheinen. Zellen ohne ausgesprochenen Nervenfortsatz finden sich bei höheren Wirbelthieren, abgesehen vielleicht von den Sehzellen der Retina (Zapfen- und Stäbchenkörner) nicht, und namentlich ist Gerlach's Angaben gegenüber zu betonen, dass an den Nervenzellen des Rückenmarkes, auch an denen der Clarke'schen Säulen, bei erfolgreicher Imprägnation ausnahmslos ein Nervenfortsatz nachgewiesen werden kann (Golgi). Damit fällt natürlich schon eine wesentliche Stütze des Gerlach'schen Schema's dahin.

Die Differenzmerkmale des Nervenfortsatzes gegenüber den Dendriten sind an Golgi'schen Präparaten so scharf, dass es nach einiger Uebung keine besonderen Schwierigkeiten macht, ihn an gelungenen Präparaten herauszufinden. Diese z. Th. schon von Deiters beschriebenen Kennzeichen wurden namentlich von Golgi mit grosser Genauigkeit dargelegt. Charakteristisch ist vor Allem ein kleiner Ursprungskegel, sowie auch der eigenthümlich scharfe Absatz des Fortsatzes vom Zellkörper. Der Ursprung erfolgt entweder direkt von der Zelle oder sehr häufig von einem protoplasmatischen Stämmchen, ja für manche Zellen, wie für die vorhin erwähnten Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde, für die kleinen Körnerzellen der Körnerschicht der Kleinhirnrinde ist gerade letztere Ursprungsweise typisch. Das Hauptmerkmal des Nervenfortsatzes liegt in seinem gleichmässigen Kaliber, sowie in seiner glatten, regelmässigen Beschaffenheit; gewöhnlich präsentirt er sich mit der Schärfe eines schwarzen Zwirnfadens auf hellem Grunde. Deiters, und nach ihm Gerlach, Boll, Ranvier u. A. haben dem

[14]) S. R. y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La Cellule, t. VII, 1891, p. 12. — Derselbe. Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batrocios, reptiles y aves. Barcelona 1891, p. 21.

[15]) S. R. y Cajal, Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine rèelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiologie. Bd. VIII, 1891, S. 349.

[16]) S. R. y Cajal, Pequenas contribuciones etc. La sustancia gelatinosa de Rolando, p. 52.

[17]) A. van Gehuchten. La Structure des Lobes optiques chez l'Embryon de poulet. La Cellule, t. VIII., 1892, p. 24.

Nervenfortsatze gleich an seinem Ursprunge eine Verdünnung zugeschrieben und sie auch abgebildet (S. z. B. Deiters, a. a. O. Fig. 1, Gerlach, Stricker's Handbuch Fig. 224 und 225). Die Golgi'schen und die Methylenblaubilder lassen hiervon nichts erkennen und es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass es sich hier entweder um ein Kunstprodukt der mit der Zerzupfung einhergehenden mechanischen Insulte oder, was mir noch wahrscheinlicher scheint, um ein Uebersehen der noch vorhandenen Markscheide handelt, deren Reste an Isolationspräparaten den Fortsatz in einiger Entfernung von der Zelle etwas dicker erscheinen liessen. Golgi's Methode färbt natürlich blos den Axencylinder, — von der Markscheide, die sich an den meisten Nervenfortsätzen in einiger Entfernung von der Zelle einstellt, lässt sie nichts erkennen, sie weist auf deren Gegenwart höchstens negativ hin, indem sie den Ausläufer oft blos bis zu deren Auftreten zur Darstellung bringt; an der

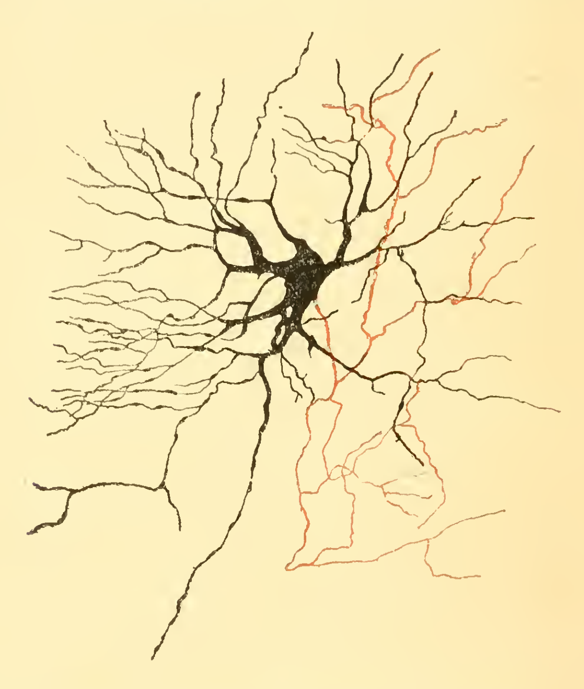


Fig. 4. Zelle von Golgi'schem Typus aus der Körnerschicht der Kleinhirnrinde vom Hund nach Kölliker. (Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1890, Fig. 14.)

Stelle, wo die Myelinscheide auftaucht, erscheint dann der Fortsatz wie abgeschnitten. Am häufigsten begegnen wir diesem Verhalten an den Purkinje'schen Zellen der Kleinhirnrinde. — Zur Darstellung der Markscheide dienen andere Methoden, vor Allem die Weigert'sche Färbung. Nebenbei sei hier bezüglich der Markscheiden der centralen Nervenfasern erwähnt, dass die an den peripherischen Nervenfasern bekannten Unter-

brechungen, die Ranvier'schen Schnürringe sowohl, wie die Lantermann'schen Einkerbungen nach neueren Untersuchungen auch an ihnen vorhanden sind (Tourneux und Le Goff, Schiefferdecker). Eine Schwann'sche Scheide fehlt allerdings durchgehends und damit natürlich auch die dazu gehörigen Kerne. Was von solchen stellenweise erwähnt wird (s. z. B. Ranvier, Technisches Lehrbuch S. 968, Fig. 359) ist auf Neurogliazellen, die der Nervenfaser anliegen, zu beziehen.

Auf Grund des Verhaltens des Axencylinderfortsatzes hat Golgi die Nervenzellen des Gehirns und Rückenmarkes in zwei Typen eingetheilt:

Typus 1. Der Nervenfortsatz behält seine Individualität bei und setzt sich direkt in eine Nervenfaser der weissen Substanz fort. Es entspricht also dieser Typus der gewöhnlichen Form, wie sie von Deiters der allgemeinen Schilderung der Nervenzelle zu Grunde gelegt wurde. Wir können ihn den Deiters'schen Zelltypus nennen.

Typus 2. Der Fortsatz behauptet nicht lange seine Selbstständigkeit, sondern splittert sich schon nach kurzem Verlauf noch im Bereich der grauen Substanz in eine complicirte baumförmige Verästelung auf.

Golgi's Eintheilung hat bei allen Forschern, die seitdem den feinern Bau der nervösen Centralorgane mittelst der von ihm inaugurirten Methode untersuchten — es seien Fusari,[17]) Martinotti,[18]) Sala, R. y Cajal Kölliker, van Gehuchten, Ramón, Pedro K. Schaffer [19])u. Retzius[20])

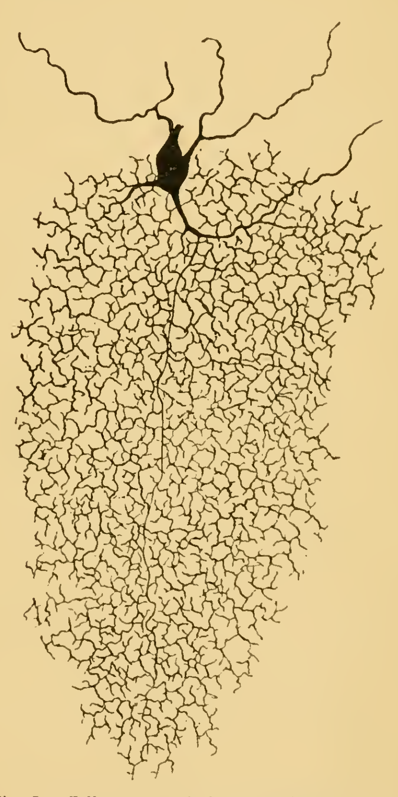


Fig. 5. Zelle von Golgi'schem Typus aus der Kleinhirnrinde einer jungen Katze nach van Gehuchten. (La Cellule 1891, Fig. 33)

[17]) R. Fusari. Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes des Teleostier. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiologie Bd. IV 1887 S. 275.

[18]) C. Martinotti. Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem Centralursprung der Nerven. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiologie Bd. VII., 1890, S. 69.

[19]) K. Schaffer. Beitrag zur Histologie der Ammonshornformation. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX, 1892, S. 614.

[20]) G. Retzius. Biologische Untersuchungen. Neue Folge. III. Stockholm 1892. Die nervösen Elemente der Kleinhirnrinde, S. 17.

genannt — einstimmig Anerkennung gefunden. Es liegt ihr in der That eine sehr bedeutende positive Entdeckung zu Grunde, die sich dem Deiters'schen Satze als wichtiger Zusatz an die Seite stellen lässt. Ausser den typischen Deiters'schen Zellen (Fig. 1—3) enthält das Centralnervensystem noch eine zweite Zellgattung, deren Vertreter sich dem Deiters'schen Schema insofern entziehen, als ihr Fortsatz nicht zu einer dunkelrandigen Nervenfaser wird, sondern sich schon in der Nähe der Zellen definitiv in eine geringere oder grössere Anzahl zarter Aestchen auflöst. Allerdings ist diese Golgi'sche Zellform, (Fig. 4 und 5), wie wir sie fortan mit Waldeyer nennen wollen, gegenüber dem gewöhnlichen, Deiters'schen Typus in verschwindend geringer Zahl vorhanden, und es handelt sich mehr um eine Ausnahmsform als um eine gleichberechtigte Zellkategorie. Gleichwohl ist ihr Vorkommen an den verschiedensten Lokalitäten des Nervensystems nachgewiesen und es ist namentlich Golgi's und Ramón y Cajal's Verdienst, sie an mehreren Orten an's Licht gezogen zu haben. Ihr schönster Fundort ist die Kleinhirnrinde. Hier treten uns in den von Golgi entdeckten, von Cajal, Kölliker, van Gehuchten und Retzius wieder gefundenen „grossen Zellen der Körnerschicht“ die elegantesten Exemplare mit erstaunlich fein aufgefasertem Nervenfortsatz entgegen. Auch die Grosshirnrinde (Golgi, Martinotti, Cajal), der Lobus opticus der Vögel (Cajal), der Batrachier und Reptilien (Pedro Ramón) beherbergt mehrere Elemente dieser Gattung. Dieser Sorte dürften auch die sog. „bipolaren Zellen“, sowie auch die meisten Spongioblasten der Netzhaut zuzutheilen sein, deren Nervenfortsatz nach Tartuferi's,[20]) Dogiel's,[21]) Cajal's[22]) und Bacquis'[23]) Befunden die Netzhaut nicht verlässt, sondern sich in deren innerer Molekularschicht pinselförmig ausbreitet.

Auch bezüglich des gewöhnlichen Deiters'schen Zelltypus wäre hier noch je ein wichtiger Befund Golgi's und Cajal's einzuschalten, wodurch die Deiters'sche Charakteristik ebenfalls einige nicht unwesentliche Modificationen erleidet. Deiters hatte den Nervenfortsatz als durchaus abgeschlossenes, unverzweigtes Gebilde geschildert. Nun verdanken wir aber Golgi die schöne Entdeckung, dass dies durchaus nicht immer der Fall ist, indem vielmehr der Axencylinderfortsatz bei vielen gleich in seiner Anfangsstrecke successiv eine Anzahl zarter, verzweigter Collateraläste an die graue Substanz abgibt, die

[20]) Tartuferi. Sull' anatomia della retina. Internat. Monatsschr f. Anat. und Physiol. Jahrg. IV, 1887, S. 421.

[21]) A. S. Dogiel. Ueber das Verhalten der nervösen Elemente in der Retina der Ganoiden, Reptilien, Vögel und Säugethiere. Anat. Anz. Jahrg. 3, 1888, S. 133. — Ueber die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. Erste Mittheilung. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 38, 1891, S. 317.

[22]) S. R. y Cajal. Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz. Jahrg. IV, 1889, S. 111. — Pequeñas contribuciones etc. La retina de los batracios y reptiles, p. 26.

[23]) E. Bacquis. La retina della faina. Anat. Anz. Jahrgang V., 1890, S. 366.

je im Niveau eines Ranvier'schen Schnürringes unter rechtem Winkel entspringen. Am constantesten begegnen wir den Golgi'schen Seitenfibrillen an den Purkinje'schen Zellen (Fig. 2), den Pyramidenzellen der Grosshirnrinde (Fig. 3), sowie den Strangzellen des Rückenmarks. An den Pyramidenzellen vermochte Flechsig[24]) durch Combination der Golgi'schen Behandlung mit Branca'scher Rothholzfärbung nachzuweisen, dass die fraglichen Seitenreiser, so zart sie auch sind, nicht einer dünnen Markhülle entbehren. Viel inconstanter als den genannten Zellsorten kommen die Golgi'schen Seitenfibrillen den Nervenfortsätzen der motorischen Vorderhornzellen zu, obgleich sie hier Golgi als regelmässigen und leicht nachweisbaren Befund beschrieben hatte. Dass sie oft vorkommen, davon vermochte ich mich am Rückenmark menschlicher Foeten zu überzeugen, indess muss ich in Uebereinstimmung mit Cajal, von Kölliker und van Gehuchten betonen, dass sie hier nicht zu den beständigen Vorkommnissen zählen und überhaupt spärlich und unbedeutend sind.

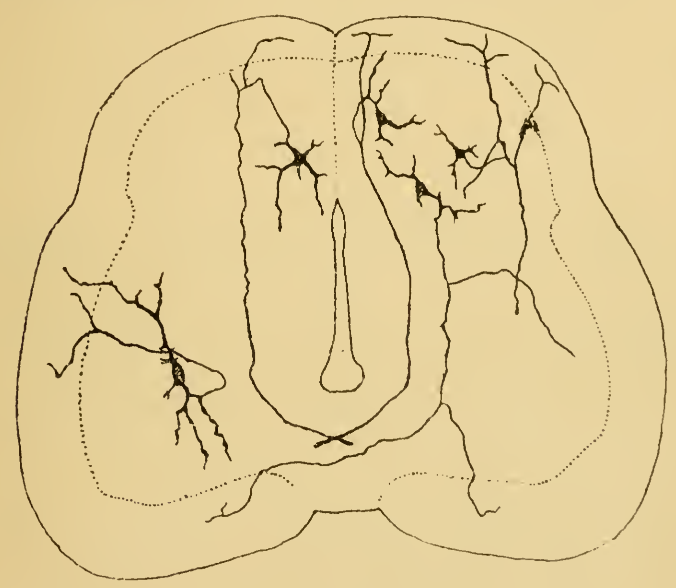


Fig. 6a.

Cajal zeigte anderseits, dass sich der Zellfortsatz bei Typus I nicht selten beim Eintritt in die weisse Substanz, oder auch schon im Bereich der grauen gabelförmig in zwei gleichstarke, markhaltige Aeste theilt. (Fig. 6.) Fast alle „Strangzellen“ des Rückenmarkes lassen dieses Verhalten erkennen, wobei die Theilungsäste eine auf- und absteigende

---

[24]) P. Flechsig. Ueber eine neue Färbungsmethode des centralen Nervensystems. Archiv f. Anat. und Physiologie. Jahrg. 1889, Physiolog. Abth. S. 537.

Richtung einschlagen. Es kann sich die Theilung wiederholen, so dass drei oder gar vier Axencylinder entstehen (Cellules à cylindre-axe complexe von Cajal). Auch anderweitig, in der Gross- und Kleinhirnrinde u. s. w., kommt die Cajal'sche T-Theilung vielfach zum Ausdruck. So kann eine nur mit einem Deiters'schen Fortsatz ausgestattete Zelle zwei und

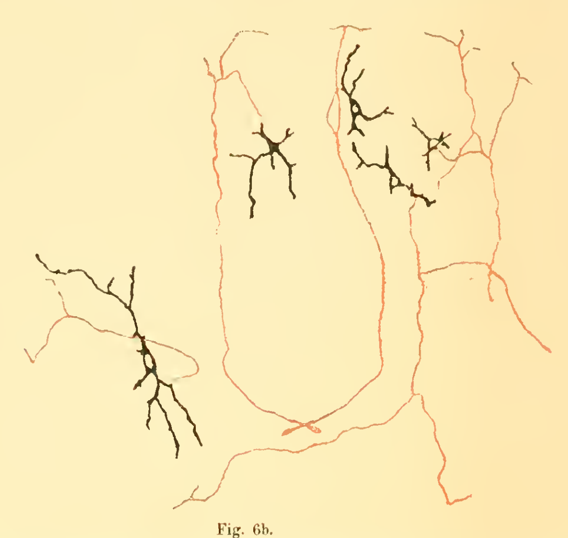


Fig. 6b.

Fig. 6a u. b. Querschnitt des Rückenmarks eines 8tägigen Hühnerembryo nach R. y Cajal. (Anat. Anzeiger, Jahrgang V, 1890, S. 35), Strangzellen und Commissurenzellen mit T-förmig getheiltem Nervenfortsatz. In der vorderen Commissur 2 im Wachsthum begriffene Fasern mit Wachsthumskeule.

mehr markhaltigen Nervenfasern zum Ursprung dienen. Selbstverständlich muss diese Thatsache bei der Interpretation und Verwerthung von Zählungsergebnissen der Nervenfasern und Nervenzellen im Rückenmark, wie sie in letzter Zeit von Gaule[25]) in so sinnreicher und sorgfältiger Weise ausgeführt worden sind, Berücksichtigung erfahren. Es kann die Zahl der Nervenfasern unmöglich mit der der Zellen correspondiren.

Hätte sich nun Golgi in seinen Ausführungen blos auf die mitgetheilten Thatsachen beschränkt, so wären wir in der erfreulichen Lage, auch heute mit ihm in allen Punkten in vollkommenster Uebereinstimmung zu stehen. Golgi ging indess weiter, knüpfte an die von ihm eingeführte Eintheilung der Nervenzellen in zwei Kategorien noch gewisse Hypothesen an, in denen wir ihm nach unseren neueren Erfahrungen unmöglich folgen können, und die, so viel ich weiss, ausser seinen Schülern bei keinem anderen Forscher vollkommen Anklang gefunden haben.

Zunächst will Golgi zwischen den beiden Zellkategorien einen durchgreifenden physiologischen Unterschied statuiren.

---

[25]) J. Gaule, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Abhandl. der math.-phys. Classe d. königl. sächsischen Ges. d. Wissensch. Bd. XV, 1889, S. 739.

„Da der erste dieser Zellentypen vorwiegend im Verbreitungsgebiet der vorderen Wurzeln zu finden ist, während der zweite vorwiegend im Verbreitungsgebiet der hinteren Wurzeln (den Hinterhörnern im Allgemeinen, und specieller der Rolandoschen gelatinösen Substanz), so stellt sich von selbst die Vermuthung ein, dass die Zellen des ersten Typus von motorischer, diejenigen des zweiten Typus dagegen sensibler Natur seien" (Golgi).

Noch bemerkenswerther ist es, dass Golgi die feinen Endverästelungen des Nervenfortsatzes bei Typus II schliesslich in ein dichtes, „allgemeines" nervöses Netzwerk eintreten lässt, das sich „durch die ganze graue Substanz des Rückenmarkes, sowie des verlängerten Markes hindurch in das feine Nervennetz fortsetzt, das in gleicher Weise in sämmtlichen Schichten der grauen Substanz des Gehirns existirt." Dieses continuirliche Netzwerk soll ausserdem noch anderweitige Elemente als Wurzeln in sich aufnehmen: so die vorhin erwähnten Collateralästchen des Typus I, für die Golgi ebenfalls keine freie Endigung zugibt, ferner die Endbäumchen der sensibeln Fasern und schliesslich diejenigen der aus den Längsfasern der weissen Stränge hervorgehenden, sich gleichfalls complicirt verästelnden Seitenzweige (Collateralen).

Wie man sieht, gelangt Golgi zu Anschauungen, die denjenigen Gerlach's sehr nahe kommen. Bei beiden begegnen wir der Vorstellung eines zusammenhängenden, sich über die ganze graue Substanz ausdehnenden nervösen Netzwerkes, in das auf der einen Seite die verästelten Ausbreitungen von Nervenzellen (nach Gerlach die sämmtlicher, nach Golgi nur die einer bestimmten Zellkategorie) einmündeten, und aus dem auf der anderen durch Vereinigung feiner Fibrillen sensible Nervenfasern entstünden. Angesichts dieser so fundamentalen Uebereinstimmung erscheint der Unterschied, dass Gerlach dieses Netzwerk aus den protoplasmatischen Ausläufern, Golgi aus den Verzweigungen des Nervenfortsatzes ableitet, wie wenig auch Golgi eine Parallele mit Gerlach zugiebt, geradezu von untergeordneter Bedeutung.

Ohne auf Golgi's Arbeiten besonders Rücksicht zu nehmen, hatte His auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien schon seit dem Jahre 1883 die Unabhängigkeit der centralen Nervenzellen von einander, die freie Endigung der sensiblen Fasern im Marke, Thatsachen, die die Grundpfeiler unserer heutigen Anschauung bilden, consequent vertreten.

Die ersten Bedenken direkt gegen Golgi's Anschauungen, spec. gegen die Annahme eines „allgemeinen Nervennetzes" sind von Forel[26]) ausgegangen. Es ist überraschend, mit welchem Scharfblick Forel mehr auf theoretischer Grundlage als auf Grund umfassender Studien aus Golgi's Lehre das Werthvolle herauszufinden, das Unrichtige als solches auszuschalten verstand. Wir begegnen im kurzen Aufsatz Forel's

[26]) A. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen und Ergebnisse. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. 18, 1887, S. 162.

zuerst den Umrissen der Auffassung, auf deren Boden wir heute stehen. Speciell gelangt hier zum ersten Male das Princip des Contaktes gegenüber der Annahme continuirlicher netzartiger Verbindungen zur vollen Geltung.

Der Schleier wurde indess in ausgiebiger Weise erst durch die umfassenden und genauen Untersuchungen Ramón y Cajal's,[27]) dem sich bald auch unser unermüdlicher Meister

[27]) Santiago Ramón y Cajal: Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz. Jahrg. V., 1890, S. 111. — Sur l'origine et la direction des prolongations nerveuses de la couche moléculaire du cervelet. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VI., 1889, S. 158. — Sur les fibres nerveuses de la couche granuleuse du cervelet et sur l'évolution des éléments cérébelleux. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VII., 1890, S. 12. — A propos de certains éléments bipolaires du cervelet avec quelques détails nouveaux sur l'evolution des fibres cérébelleuses. Internat. Monatsschrift, Bd. VII, 1890, S. 447. — Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 85. — A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet? Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 609. — Réponse à Mr. Golgi à propos des fibrilles collatérales de la moëlle épinière, et de la structure générale de la substance grise. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 579. — Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des insectes. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, Bd. VII., 1890, S. 336. — Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La cellule T. VII, 1891, p. 125. — Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. VIII., 1891, S. 337.

Von den in spanischer Sprache veröffentlichten Mittheilungen Cajal's sind bisher in französischer Sprache nicht erschienen: Conexion general de los elementos nerviosos. La medicina practica 1889. — Nuevas aplicaciones del métode de coloración de Golgi. 1. Terminaciones del nervio olfatorio en la mucosa nasal. 2. Sobre la red nerviosa ganglionar de los vellosidades intestinales. 3. Efectos del método de Golgi sobre los glándulos. 4 Terminaciones nerviosos glandulares. 5. Efectos del método de Golgi en el tegido muscular. Barcelona, Balmas Planas, 1889. — Trabajos del laboratorio anatómico de la facultad de medicina. 1. Nuevos observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamiferos. 2. Sobre la terminación de los nervios y tráqueos en los músculos de las alas de los insectos. Barcelona 1890. — Origen y terminacion de las fibras nerviosos olfatorias. Gazeta sanitaria, diciembre 1890. — Pequeñas comunicaciones anatómicas: 1. Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos. 2. Sobre la existencia de colaterales y de bifurcaciones en las fibras de la sustancia blanca de la corteza gris del cerebro. Barcelona 1890. — Sobre el papel desempeñado per los expansiones protoplasmáticas y nerviosos de las células centrales. Memoria leída el 20 de julio en el Congreso Médico de Valencia, 1891. Revista de ciencias médicas de Barcelona, 1891. — Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y sustancia blanca del cerebro. Gazeta sanitaria, 10. Abril 1891. — Terminaciones nerviosos en el corazon. Gazeta Sanitaria 1891. — Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. 1. Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos. 2. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles y aves. 3. La retina de los batracios y reptiles. 4. La médula espinal de los reptiles. 5. La sustancia gelatinosa de Rolando. 6. Algunos detalles màs sobre las células simpáticas. Barcelona 1891. — Notas preventivas sobre la retina y gran simpatico de los mamiferos. Gaceta Sanitaria. Barcelona 1891, p. 16. — Terminación de los nervios y tubos glandulares del pancreas de los vertebrados. Barcelona, 1891. — El plexo de Auerbach de los batracios. Barcelona, 1892. — Ferner die be-

v. Kölliker[28]) anschloss, gelüftet. Golgi's Angaben fanden durch die Ermittelungen dieser Forscher theils Bestätigung, theils aber, und zwar in Punkten von fundamentaler Bedeutung, Berichtigung. An Stelle des gekünstelten Golgi'schen Schemas trat nun ein klares, leicht fassbares Bild. Die Verhältnisse liegen viel einfacher, als sie der berühmte italienische Forscher aufgefasst hatte. Wie erwähnt, wurde das Vorkommen der Golgi'schen Zellform an vielen Punkten des Centralnervensystems bestätigt. Merkwürdiger Weise aber zeigte es sich, dass sie gerade an derjenigen Stelle, wo Golgi ihre Gegenwart als sehr häufige, als typische Erscheinung angegeben hatte: im Hinterhorn und in der Substantia gelatinosa Rolandi nur in geringer Zahl in die Erscheinung treten. Fast alle Zellen gehören hier vielmehr dem Deiters'schen Typus an (Cajal). Damit wird natürlich auch das einzige, schon an sich schwache Motiv hinfällig, dieser Zellform einen sensiblen Charakter zuzuschreiben. Sie scheinen nach Cajal vielmehr im Allgemeinen die Bestimmung zu haben, zwischen den in ihrer Umgebung befindlichen Zellen functionelle Beziehungen herzustellen. Es handelt sich also um „Transmissionszellen."

Noch einschneidender gestaltete sich indess der Gegensatz zu Golgi's Standpunkt durch folgenden Nachweis. Wo immer diese Zellen zur Beobachtung gelangten, überall ergab es sich mit aller Bestimmtheit, dass die feinen Endreiserchen, in die der Fortsatz büschelartig zerfällt, alle frei endigen; von einer Einmündung derselben in ein Netzwerk, wie sie Golgi vertrat, kann keine Rede sein. Es handelt sich in diesen Endbüscheln im Grunde genommen um die gleichen typischen Endbäumchen, wie sie in den Terminalverästelungen der motorischen Fasern an den Muskeln, der sensiblen Fasern in der Hornhaut u. s. w. vorliegen. Damit büsst aber die Unterscheidung der beiden Zellkategorien ihre principielle Färbung zum guten Theile ein. Die Differenz läuft einfach

---

merkenswerthe Arbeit Cl. Sala's: Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, 189[illegible]. —

Hieran schliessen sich die Arbeiten Pedro Ramóns, eines Bruders von S. R. y Cajal: Las fibras colaterales de la sustancia blanca en la médula de las larvas de batracio. — Notas préventivas sobre la estructura de los centros nerviosos. — Estructura del cerebelo de los pece. — Estructura del bulbo olfatorio de los aves. — Sobre los terminaciones de los nervios opticos en los mamiferos. — Alle in der Gaceta sanitaria Municipal, Barcelona. Año III. 1890. — Ferner: Investigaciones de histologia comparada en los centros ópticos de los vertebrados. Tésis del doctorado. Madrid 1890. — El encéfalo de los reptilos, Barcelona, 1891.

[28]) A. von Kölliker, Die Untersuchungen von Golgi über den feineren Bau des centralen Nervensystems. Anat. Anzeiger, Bd. II, 1887, S 480. — Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Erster Beitrag: Das Kleinhirn. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 49, 1890, S. 663. — Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Daselbst, Bd. 51, 1890, S. 1. — Der feinere Bau des verlängerten Markes, Vorläufige Mittheilung. Anat. Anz., Jahrg. VI., 1891, S. 427. — Eröffnungsrede auf der 5. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft (München, 1891). Anat. Anz. 1891.

darauf hinaus, dass in einem Falle jene Endverästelung erst in grosser Entfernung von der Zelle nach langem Verlauf des Fortsatzes erfolgt, im anderen hingegen in unmittelbare Nähe der Zelle gerückt ist. Sie findet hinreichenden Ausdruck, wenn die beiden Zellformen statt der Aufstellung besonderer Kategorien, mit Cajal und Kölliker einfach als Zellen mit langem und kurzem Nervenfortsatz auseinander gehalten werden. Noch weiter abgeschwächt wird der Werth jener Unterscheidung durch die zahlreichen Zwischenformen, wodurch die beiden Zellarten mit einander verbunden sind. So begegnet man namentlich in der Hirnrinde Formen, wo in der That die Entscheidung, ob man sie dem einen oder dem anderen Zelltypus zutheilen soll, Schwierigkeit bereitet.

Auch bezüglich der vorhin erwähnten Collateralästchen des Fortsatzes vom ersten Zelltypus ist es unschwer, zumal wenn man sich zur Untersuchung der Centralorgane von Embryonen und jungen Thieren bedient, den Nachweis der freien Endigung zu erbringen. Wo sie uns nur begegnen, sehen wir sie mit freien Spitzen oder kleinen Endknötchen auslaufen.

Indem nun sowohl für die protoplasmatischen Ausläufer der Nervenzellen, für die verästelten Nervenfortsätze des Golgi'schen Zelltypus wie auch für die Golgi'schen Nebenästchen des Axencylinders, für alle Fasersysteme also, die theils Gerlach, theils Golgi als Wurzeln des von ihnen angenommenen Netzwerkes in Anspruch genommen hatten, die selbstständige Endigung mit Bestimmtheit aufgedeckt wurde, und auch die aus der weissen Substanz in die graue eindringenden feinen Fibrillen (Endigungen und Collateralen der hinteren Wurzeln und der Strangfasern) in unabhängige Endarborisationen verfolgt werden konnten, wurde der Annahme eines wirklichen Netzwerkes in der grauen Substanz, wie sie jene Forscher aufgestellt hatten, der Boden völlig entzogen. Hier ist der Punkt, wo uns die neuesten Erfahrungen die wichtigsten Aufklärungen brachten. Ich möchte hier die Bemerkung einschalten, dass sich Golgi selbst in seinen ersten Mittheilungen über die Frage, ob das Netz ein continuirliches sei oder ob es sich mehr um ein Geflecht, ein Scheinnetz handle, in sehr vorsichtiger Weise ausspricht und sich eigentlich mehr nur vermuthungsweise für eine geschlossene Verbindung entscheidet. Es seien Golgi's Worte selbst angeführt: „Che dalle innumerevoli suddivisioni risulti una rete nello stretto senso della parola, e non un semplice intreccio, è cosa assai probabile; si sarebbe anzi portati ad admetterlo doppo l'esame di alcuni miei preparati; però, che ciò sia veramente, lo stesso fatto dell' estrema complicazione dell' intreccio non permette di assicurarlo“ (Hauptwerk S. 31). Indess bediente sich Golgi in der Folge des Ausdruckes „Netzwerk“ mit solcher Bestimmtheit und Consequenz und wurde namentlich von seinen Schülern jener Standpunkt so scharf durchgeführt, dass es durchaus natürlich und begründet ist, wenn er jetzt als Vertreter einer Anschauung gilt, deren

bestimmte Fassung vielleicht nicht in seiner ursprünglichen Absicht lag.[29])

Auf dem Boden unserer heutigen Auffassung (Cajal, Kölliker, His, Forel, van Gehuchten, Retzius, Lenhossék, Waldeyer u. A.) ist also das dichte Gewirr feiner Nervenfasern in der grauen Substanz, das uns nebst der Golgi'schen Methode auch an den Goldpräparaten und Weigert'schen Färbungen in grosser Vollendung entgegentritt, und als dessen Entdecker Gerlach gelten darf, nicht als wahres Netzwerk, sondern als ein dichter Filz aufzufassen, dessen massenhafte, in feine Fibrillen aufgesplitterte Bestandtheile zwar mannigfaltig durcheinander geflochten sind, indess ihre Selbstständigkeit gegeneinander vollkommen bewahren. Es handelt sich um kein Netzwerk, sondern um einen complicirten Filz, ein Neuropilem [His].[30]) Die Verknüpfung der Nervenelemente untereinander beruht stets auf einfachem Contakt. Der physiologischen Erklärung erwächst hierdurch nicht die geringste Schwierigkeit. Eine innige Berührung genügt ja vollkommen zur Uebertragung nervöser Erregungen. Haben wir doch dafür, wie dies Forel betont, seit geraumer Zeit ein allbekanntes Beispiel an dem Verhalten der motorischen Nervenendigung am Muskel, auch hier liegt ja nur eine einfache Verlöthung und kein organischer Zusammenhang vor, und auch die peripherischen sensiblen Nerven laufen alle frei aus, wenngleich gelegentlich an ihrem Ende von accessorischen Bindegewebs- oder Epithelzellen in Form eines Terminalkörperchens umfasst. Auch die alltäglichen Erfahrungen aus dem Gebiet electrischer Uebertragungen rücken diese Anschauung unserem Verständniss näher.

Ein ähnlicher Plan liegt auch der sog. „Leydig'schen Punktsubstanz" des Centralnervensystems Wirbelloser zu Grunde. Wir sind hierüber in der letzten Zeit, dank dem unermüdlichen Eifer von G. Retzius[31]) in den Besitz umfassender Aufklärungen gelangt. Die Untersuchungen des schwedischen Forschers erstrecken sich auf mehrere Vertreter der Crustaceen und Würmer und wurden mit Hülfe der Methylenblaumethode

---

[29]) In einer kürzlich erschienenen Publication (La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Rendiconti del R. Istituto Lombardo. Serie II, Vol. XXIV, Fasc. VIII. et IX. – Le réseau nerveux diffus des centres du système nerveux. Archives italiennes de Biologie. Tome XV, 1891, p. 434) giebt Golgi an, sich durch neuere Untersuchungen überzeugt zu haben, dass es sich nicht um ein Scheinnetz, sondern um eine wahre Verbindung der Fasern untereinander mit echten geschlossenen Maschen (vere maglie chiuse) handelt. Nichtsdestoweniger glaubt er an seiner früheren Reserve festhalten zu sollen. (?) Nur ist es dann unerklärlich, weshalb er so consequent das Wort „rete" gebraucht.

[30]) W. His. Histiogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. Supplement-Band 1890, S. 113.

[31]) G. Retzius, 1) Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. Biologische Untersuchungen. Neue Folge I. Stockholm 1890. — 2) Zur Kenntniss des Nervensystems der Würmer. Biol. Unters. Neue Folge II. 1891. — 3) Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Unters. Neue Folge. III. 1892.

angestellt. Auch die schönen, gleichzeitig und unabhängig davon angestellten Studien Biedermann's,[32]) sowie auch diejenigen Bürger's[33]) beruhen auf dieser Methode. Ehrlich's Verfahren bewährt sich nirgends trefflicher, als auf diesem Gebiet. Indess auch die Golgi'sche Methode gewährt über das Nervensystem Wirbelloser klare und übersichtliche Bilder. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die beistehenden Abbildungen (Fig. 7–9), die dem Bauchstrang des Regenwurms entnommen sind. Die Anordnung, die wir daran erkennen, dass nämlich die grossen, plumpen Ganglienzellen kranzförmig um ein centrales, zellenloses Gebiet herumlagern, ist masgebend für die Ganglien fast aller wirbellosen Thiere. Fast überall kommt es zur Bildung einer von Zellen umrahmten mittleren Zone (der „Centralzone" Bürger's), die sich an gewöhnlichen Färbungen, namentlich bei Anwendung schwacher Vergrösserungen, wie von granulirter, körniger Beschaffenheit zeigt. Hieran knüpft deren von Leydig[34]) eingeführte Benennung als „centrale Punktsubstanz" an, obgleich schon dieser Forscher und nach ihm fast alle, die sich mit diesem Gegenstand befassten, darüber einig waren, dass die Substanz mehr von faseriger, als von körniger Beschaffenheit ist; so besitzt sie nach Leydig einen „netz- oder geflechtartig gestrickten Charakter". Auffallender Weise hat sich aber jene Bezeichnung, die Wiedergabe eines notorischen Trugbildes, bis auf unsere Zeit erhalten.

Die Darlegung des Aufbaues der Centralzone erfordert ein Eingehen auf die Zellen selbst. Ich möchte von einem historischen Rückblick absehen und nur so viel erwähnen, dass ihre Verhältnisse von früheren Forschern am richtigsten von Buchholz[35]) und Nansen[36]) aufgefasst worden sind. Die wunderbaren Bilder, die uns Retzius und Biedermann vermittelt haben, sowie auch diejenigen, die mir an Golgi-Praeparaten vorliegen, ergeben, dass die meisten Nervenzellen im Bauchmark und in den Ganglien der untersuchten Thiere von unipolarem Habitus sind. Es scheint dies überhaupt bei Wirbellosen die

[32]) W. Biedermann, Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. 25, 1891, S. 429.

[33]) O. Bürger, Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Wirbellosen. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. 10, 1891, S. 206.

[34]) Fr. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere 1857. — Vom Bau des thierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 1, Tübingen 1864.

[35]) R. Buchholz. Bemerkungen über den histologischen Bau des Centralnervensystems der Süsswassermollusken. Archiv f. Anat. Physiol. und wissenschaftl. Medizin, 1863.

[36]) Fritjof Nansen, 1) Preliminary Communication on some investigations upon the histological structure of the central nervous system in the ascidia and in myxine glutinosa. Annales mag. nat. hist. London, Vol. XVIII., 1886. — 2) The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Museums Aarsberetning for 1886. Bergen 1887. — 3) Anatomie und Histologie des Nervensystems der Myzostomen. Jenaische Zeitschrift, Bd. 21, 1887, S. 267. — 4) Die Nervenelemente, ihre Structur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. Jahrg. 3. 1888, S. 157.

vorherrschende Form zu sein, ja bei manchen Würmern, wie bei ¦Nereis, Lepidonotus, Aulostomum (Retzius), sowie bei Nemertinen (Bürger) gehören ausnahmslos alle Zellen diesem

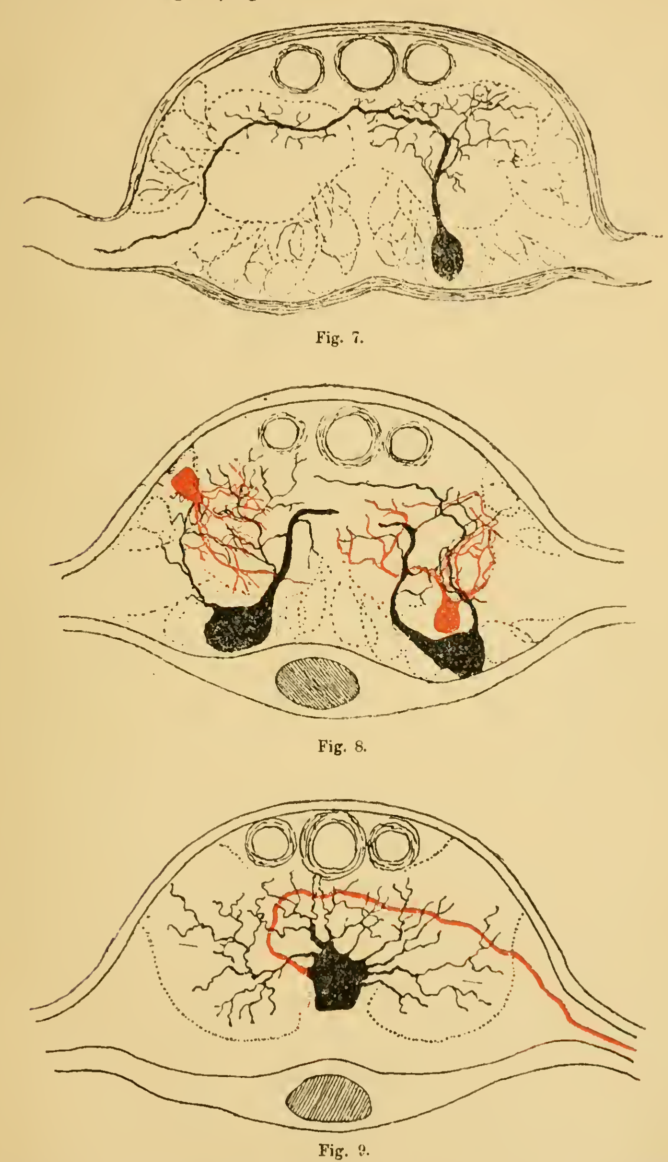


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 7—9. Querschnitte aus dem Bauchstrang des Regenwurms mit nach Golgi imprägnirten Nervenzellen. Fig. 7 zeigt die gewöhnliche, Fig. 8 die bipolare, Fig. 9 die multipolare Form (Medianzelle).

Typus an. Indess kommen bei den meisten bisher untersuchten Crustaceen und Würmern vielfach auch bipolare und multipolare

Exemplare vor, so dass wir in keiner Weise zu einem kategorischen Satz im Sinne des unipolaren Zelltypus berechtigt sind. Halten wir uns zunächst an die verbreitetste, die unipolare Form (Fig. 7), so sehen wir, dass der birnförmige, glatte Zellkörper unter rascher Verjüngung in den kräftigen Ausläufer einmündet. Retzius vermochte bei einigen Würmern eine T-förmige Theilung des Fortsatzes nachzuweisen; das Schicksal der beiden Aeste konnte nicht ermittelt werden, daher auch die Frage ungelöst blieb, ob es sich um gleichwerthige Theilungsäste handelt. Vielleicht ist dies der Fall, und liegt dann eine Wiederholung der von Cajal bei Wirbelthieren nachgewiesenen analogen Verhältnisse (T-Theilung) vor. Indess bildet dieses Verhalten eine grosse Ausnahme. Fast bei allen biegt der Ausläufer ohne Gabelung ungetheilt in eine der Nervenwurzeln ein, um durch sie das Mark zu verlassen. Es ist also vor Allem der von so vielen früheren Forschern in Abrede gestellte direkte Ursprung der Nervenfasern aus den Ganglienzellen des Bauchstranges ein- für allemal festgestellt.

So weit nun der genannte Fortsatz dem Bereich des Markes angehört, also von der Zelle bis zum Austritte, entsendet er eine Anzahl von Nebenästchen, die entweder schon nach kurzem Verlauf unter reichlicher Aufsplitterung frei endigen, oder als Longitudinalfasern unter Abgabe verästelter Seitenfibrillen längere Gebiete des Markes durchziehen, um schliesslich ebenfalls in einer baumförmigen Verästelung ihr Ende zu finden. Retzius nennt im Anschluss an Buchholz, Nansen und Rawitz,[37]) den Hauptausläufer der Zelle: Stammfortsatz, die sich davon abzweigenden Fibrillen: Nebenfortsätze. Letztere sind es nun, die durch ihre innige Verflechtung das reiche Gewirr der Punktsubstanz hervorbringen. Es handelt sich also auch hier wieder nicht um ein „centrales Nervennetz", sondern um einen Filz, der sich aus den complicirt durch einander gewirrten feinen Bäumchen der Nebenfortsätze aufbaut, wozu noch wie bei den Vertebraten, die freien centralen Endigungen der peripherisch (in der Haut) entspringenden, sensiblen Fasern hinzukommen (Lenhossék, Retzius). „Wie bei den Crustaceen, so entsteht auch bei den Würmern in der Punktsubstanz ein ausserordentlich reichliches, intricates Geflecht, ein Neuropilem (His), aber kein Netz von untereinander zusammenhängenden Fortsätzen der Ganglienzellen. Die physiologische Verbindung verschiedener Elemente muss deshalb auch bei den Würmern als durch Contakt vor sich gehend gedacht werden, nicht aber durch Continuität, durch direkte Vereinigung der Fortsätze" (Retzius). Zellen vom Golgi'schen Typus, d. h. Elemente, deren Nervenfortsatz an der Zelle oder überhaupt noch im Marke unter Verlust seiner Individualität einer Endverästelung anheimfällt, sind bisher bei Wirbellosen nicht nachgewiesen. Nansen hatte solche allerdings beschrieben, doch

---

[37]) B. Rawitz, Das centrale Nervensystem der Acephalen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 20, 1887.

beruhte diese Angabe angesichts der angewandten Untersuchungsmethode (Färbung) offenbar nur auf einer durch Analogie erschlossenen Vermuthung unter Beeinflussung Golgi'scher Anschauungen.

Bei dem Vergleich der Ganglienzellen der Wirbellosen mit denen im Gehirn und Rückenmark der höheren Wirbelthiere bereitet uns nur die Frage Schwierigkeiten, welche Deutung den Nebenfortsätzen der Evertebraten beizulegen sei. Zwei Möglichkeiten bieten sich hier:

1. Jene Nebenfortsätze sind als Analoga der Dendriten aufzufassen, die hier nicht, wie bei den Vertebraten, dem Zellkörper selbst entströmen, sondern auf den Anfangstheil des Fortsatzes gerückt sind. So scheinen Retzius und Cajal die Verhältnisse aufzufassen.

2. Die Nebenfortsätze entsprechen nicht den Dendriten, die den Wirbellosen ganz abgehen, sondern sind höchstens den Collateralästen des Nervenfortsatzes bei Typus I gleichzustellen. Diese Anschauung ist von Waldeyer (l. c. S. 39) aufgestellt worden. Nach diesem Forscher „bleibt es zweifelhaft, ob man die von den Stammfortsätzen entspringenden Nebenfortsätze auch mit den Protoplasmafortsätzen der Wirbelthiere vergleichen darf, wie Retzius es thut. Ich würde eher annehmen, dass den Krebsen bis auf sehr wenige Fälle die Protoplasmafortsätze ganz abgehen."

Nach reiflicher Ueberlegung musste ich der ersten dieser Anschauungen den Vorzug geben. Hierzu gelange ich hauptsächlich durch Berücksichtigung der multipolaren Zellformen, die im Bauchmark der Wirbellosen und vielleicht am schönsten bei Lumbricus zur Beobachtung kommen. In jedem Ganglion des Regenwurms findet sich in geringer Zahl eine multipolare Zellgattung, von E. Hermann [† 1879][38]) bei Hirudo entdeckt und nach ihrer Lage als „Medianzellen" eingeführt, die man in der That nicht anders, als dem Deiters'schen Zelltypus mit Dendriten und Nervenfortsatz unterordnen kann (Fig. 9.). Der stets einfache Nervenfortsatz entspringt seitlich an der Zelle und schwingt sich in schön bogenförmigem Verlauf in die Wurzel der anderen Markhälfte. Rings von der Peripherie des Zellleibes strahlen nach allen Richtungen hin verästelte Ausläufer aus; sie entsprechen augenscheinlich den Dendriten der Deiters'schen Form und es wäre durchaus unmotivirt, ihnen einen anderen Charakter zuzuschreiben. Nun vermag man aber an den Uebergangsformen (Fig. 8) die von dem unipolaren Typus zu dieser Sorte hinleiten, Schritt für Schritt das allmählige Heruntergleiten der Nebenfortsätze auf den Zellkörper, wo sie dann die fraglichen Dendriten darstellen, zu verfolgen. Die Nebenfortsätze sind also nichts anderes als dislocirte Dendriten. — Wir dürfen sie daher mit Retzius [zur Unterscheidung von den Cytodendriten] als Cylindroden-

---

[38]) E. Hermann. Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis, München 1875, S. 35.

driten auffassen und mithin die „Leydig'sche Punktsubstanz“ als „Dendritenzone“ bezeichnen. Die Beziehungen der centralen Nervenzellen zu einander werden bei Wirbellosen ausschliesslich von Dendriten besorgt.

Wenn etwas gegen die bezeichnete Auffassung sprechen könnte, so wäre es nur das Aussehen der Nebenfortsätze, indem sie von dem Bilde typischer Dendriten, wie wir daran von Säugern u. s. w. gewöhnt sind, durch ihre durchaus glatte Beschaffenheit einigermassen abweichen. So erscheinen sie wenigstens durchwegs an meinen Golgi'schen Präparaten, während sie allerdings an den Retzius'schen Methylenblaubildern viel unregelmässiger, mit zahlreichen Knötchen und Varicositäten besetzt dargestellt sind. Indess vermag ich diesem Umstande keinen entscheidenden Werth beizulegen. Sehen wir doch dieses Unterscheidungsmerkmal der Dendriten schon im Bereich der Wirbelthiere in absteigender Richtung allmählig schwinden. Schon im Rückenmarke der Reptilien (Cajal), noch viel mehr bei Amphibien, Cyclostomen und dem Amphioxus [Retzius[39])] besitzen alle Fortsätze die gleichen glatten, aller Verdickungen entbehrenden Ränder und nur das weitere Verhalten des Nervenfortsatzes gestattet dessen Unterscheidung. Auch an den multipolaren Zellen im Sympathicus der Säuger, Vögel [Retzius,[40]) Kölliker,[41]) Cajal[42])], van Gehuchten[43]) und Amphibien (Cajal) und auch denjenigen in der Darmwand Wirbelloser [Vignal,[44]) Lenhossék[45])] fehlen solche Kennzeichen: alle Ausläufer sind von gleichem Aussehen, und die Unterscheidung wird hier noch durch den Umstand erschwert, dass gelegentlich alle Fortsätze von gleicher Stärke und Länge sein können. Es ist also hierauf kein Gewicht zu legen. Die knorrige Beschaffenheit der Dendriten erscheint als ein unwesentliches Attribut der höchsten Formen.

Unsere neuen Erfahrungen bei niederen Wirbelthieren und Wirbellosen müssen uns, wie schon eingangs betont, unabweislich dahin führen, das Verhältniss von Dendriten und Nerven-

---

[39]) G. Retzius, Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Amphioxus lanceolatus. Biologische Untersuchungen. Neue Folge, II. Stockholm 1891, S. 29.

[40]) G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Bd. II, 1876, Stockholm, S. 113.

[41]) A. v. Kölliker, Histologische Mittheilungen. Würzburger Sitzungsberichte, 23. November, 1889.

[42]) S. R. y Cajal, Pequenas contribuciones etc. Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos. Barcelona 1891. — Terminación de los nervios y tubos glandulares del pancreas de los vertebrados. Barcelona 1891.

[43]) van Gehuchten. Les Cellules nerveuses du sympathique chez quelques Mammifères et chez l'Homme. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 83.

[44]) W. Vignal, Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Archives de zoologie expérimentale et générale. Serie 2, T. I, 1883.

[45]) M. v. Lenhossèk, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 39, 1892, S. 127.

fortsatz etwas anders aufzufassen, als es bisher geschah. In der Deiters'schen Schilderungsweise, die bis heute alle unsere Vorstellungen beherrschte, erscheinen die beiden Fortsatzkategorien als principiell verschiedene Bildungen, ja geradezu als aus grundverschiedener Substanz bestehend. Die Dendriten erscheinen als aufgesplittertes Zellprotoplasma, der Nervenfortsatz als besondere, von der Zelle scharf abgesetzte Bildung, und so werden sie zu einander in einen gewissen Gegensatz gestellt. Wenn diese Auffassung für die höchsten Wirbelthiere Berechtigung zu haben scheint, so verliert sie sie, sobald wir in die Classe der Vertebraten herabsteigen, wo alle Fortsätze vom gleichen Charakter sind und nur in der Länge differiren, sie gestaltet sich zu einem Hemmschuh bei dem Versuch, die Nervenzellen im Allgemeinen unter einem einheitlichen Gesichtspunkte zusammenzufassen. Eine umfassendere Betrachtung ergibt, dass es sich bei allen Fortsätzen der Nervenzelle um wesentlich gleichartige Bildungen handelt; alle sind Auswüchse der Zelle, alle finden früher oder später ein verzweigtes Ende. Von den Fortsätzen zeichnet sich einer durch früheres ontogenetisches Auftreten, grössere Constanz in seiner Erscheinung und zumeist auch durch beträchtlichere Länge aus: dies ist der Hauptfortsatz. Die schwächeren, secundären Fortsätze können entweder vom Zellkörper oder vom Hauptfortsatz (Collateralen, Seitenfortsätze) entspringen. Wir nähern uns hiermit einer Auffassung, die allerdings in etwas extremer Form unlängst von Lavdowsky[46]) vertreten wurde.

Am weitesten ist in dieser schroffen Unterscheidung ohne Frage Golgi durch die von ihm aufgestellte Hypothese über die Bestimmung der Dendriten gegangen. Golgi erblickt in diesen bekanntlich lediglich Nutritionsorgane, die den Nervenzellen die zu ihrer Ernährung nöthigen Säfte von allen Seiten her zuführen sollten. Nur der Nervenfortsatz soll im Dienste nervöser Functionen stehen. Hierdurch wäre der Contrast noch viel einschneidender. Die Hypothese des italienischen Forschers fand ausser bei Nansen, der sich ihr allerdings mit grosser Zurückhaltung anschloss, nur bei Golgi's Schülern Martinotti und Sala unbedingte Unterstützung. Energischen Widerspruch erfuhr sie von Seiten Ramón y Cajal's, van Gehuchten's und Retzius', welche Forscher auch die Dendriten als nervöse Leitungsapparate gelten lassen, während von Kölliker sich in mehreren gründlichen Besprechungen dieses Problems einer bestimmten Entscheidung enthalten zu sollen glaubt. Die oben dargelegten Anschauungen involviren auch unseren Standpunkt in dieser Frage. Indem wir alle Fortsätze als analoge Bildungen betrachten, müssen wir ihnen auch dieselbe functionelle Bedeutung zuschreiben; stellen doch alle Fortsetzungen des zu nervöser Thätigkeit befähigten Protoplasmas der Nervenzelle dar. Sie gehören alle zur Nervenzelle, sind

---

[46]) M. Lavdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarkes, Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 38, 1891, S. 264.

also alle nervöser Natur. Wenn die Dendriten für die Ernährung der Zelle irgendwie von Bedeutung sein sollten, so sind sie es wohl höchstens durch die Vergrösserung der resorbirenden Zelloberfläche, die sie bewirken (Schiefferdecker).[17] Das Thatsächliche betreffend möchte ich bemerken, dass die Angabe Golgi's, worauf er seine Hypothese hauptsächlich gründet, es sollen sich alle Dendriten mit kleinen Verdickungen an die Blutgefässe und Neurogliazellen innig anlegen, nicht constatirt werden konnte. Kommt auch so was hier und da zum Ausdruck, so handelt es sich gewiss um eine zufällige Erscheinung, nicht um etwas Regelmässiges. Die Dendriten entstehen zu einer Periode, wo das Mark noch vollkommen gefässlos ist; auch späterhin sind sie in ihrer Verästelungsweise durchaus unabhängig von der Ausbreitung der Blutgefässe. Wenn von Golgi noch die Thatsache für seine Lehre geltend gemacht wurde, dass im Rückenmark manche Dendriten durch die weisse Substanz hindurch beinahe bis zur Oberfläche hinausragen, in ein Gebiet also, das der Nervenzellen entbehrt, so scheint dies auch nicht entscheidend. Denn nicht gerade durch ihre Spitzen, sondern durch den Contact ihrer gegenseitig verwickelten und verflochtenen Stämme und Aeste wirken die Dendriten auf einander ein, und in functioneller Hinsicht scheint es nicht von Belang, wenn einzelne protoplasmatische Fortsätze mit ihren letzten Spitzen auch in zellenlose Gebiete hinausflattern.

Die Beziehungen der centralen Nervenzellen zu dem peripherischen Nervensystem und den Nervenfasern überhaupt können in gehöriger Genauigkeit erst an der Hand einer ausführlicheren Darstellung der entsprechenden Verhältnisse, wie sie in der weiteren Folge geliefert werden soll, klargelegt werden. Immerhin ist es möglich, schon an dieser Stelle eine Uebersicht über das Wesentlichste zu gewähren durch die Beleuchtung der Entwicklungsweise der Nervenzellen und Nervenfasern. Die embryologische Forschung ist für die Erkenntniss der Beziehungen der Nervenelemente zu einander von entscheidendster Wichtigkeit geworden. Vor Allem ist hier der grossen Verdienste von W. His[18]) zu gedenken. Die Befunde dieses Forschers, mit den Methoden der Embryologie gewonnen, fanden glänzende Bestätigung durch die klaren Bilder, die uns die Golgi'sche Methode unlängst

---

[17]) P. Schiefferdecker und A. Kossel, Gewebelehre, II. Band, Braunschweig 1891, S. 180.

[18]) W. His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abth., Jahrg. 1879, S. 453. — Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Daselbst Jahrg. 1883, S. 163. — Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Abh. d. mathem.-phys. Classe d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIII., 1886, S. 479. — Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Uebersichtliche Darstellung, Archiv f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1887, S. 368. — Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abhndl. d. mathem.-phys. Classe d. Kgl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Bd. XV., 1889.

lieferte. Die Methode ist nach der histogenetischen Seite hin von Cajal[49]) und vom Verf.[50]) an Hühnerembryonen aus den ersten Tagen der Bebrütung, sowie an Selachierembryonen verwerthet worden.

Fassen wir das wesentlichste Ergebniss all' dieser Ermittelungen zusammen, so ergab sich als Hauptresultat die Erkenntniss, dass alle Nervenfasern des Körpers ausserordentlich lang ausgewachsene Ausläufer von Ganglienzellen, sei es centraler, sei es peripherischer, darstellen, und dass eine jede Nervenfaser vom Anfang bis zur Endigung als das Produkt einer einzigen Nervenzelle aufzufassen ist. Der erste, der diesen Satz, allerdings nur vermuthungsweise erkannt und ausgesprochen hat, war Kupffer, im Jahre 1857.[51]) Der Kernpunkt unserer heutigen Anschauungen liegt schon begründet in folgenden Worten Kupffers (S. 116): „Es dürfte wohl den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit beanspruchen, dass die Nervenzelle mit den Bedingungen ausgerüstet sei, die Faser als directen Fortsatz aus sich hervorgehen zu lassen." . . . . . „Jede Faser müsste demnach bis zu ihrer peripherischen Endigung, morphologisch betrachtet, nur als ein colossaler „Ausläufer" der Nervenzelle aufgefasst werden." — Was von Kupffer in diesen kurzen Sätzen mehr als Hypothese denn als feste Ueberzeugung hingestellt wurde, fand in einer Reihe umfassender Arbeiten, die wir His verdanken, feste Begründung und weiteren Ausbau, so dass unsere heutigen Anschauungen hauptsächlich auf diesen Forscher zurückzuführen sind.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei der Entstehung der motorischen Fasern, die bekanntlich Fortsätze der grossen Vorderhornzellen darstellen. Aus den Mitosen des Medullarrohres, den „Keimzellen" von His, die sich bei allen Wirbelthieren mit Ausnahme der Amphibien laut Altmann's[52]) Entdeckung auf die innerste, den Centralkanal umgebende Schichte beschränken, gehen in der ventralen Hälfte des Medullarrohres schon in einer frühzeitigen Periode Zellen hervor, die sofort einen peripherischen Fortsatz, eine motorische Nervenfaser entsenden. Man bezeichnet solche Zellen mit His, ihrem Entdecker, so lange sie der protoplasmatischen Ausläufer entbehren, als Neuroblasten. Der Fortsatz überschreitet rasch die Grenzen

---

[49]) S. R y Cayal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anzeiger, Jahrgang V., 1890, S. 609.

[50]) M. v. Lenhossék, Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. des X. internat. mediz. Congresses. Berlin 1890. Bd. II. S. 115. — Derselbe: Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anzeiger, Jahrg. VII. 1892, S. 519.

[51]) F. Bidder und C. Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarks. Leipzig 1857. — Der embryologische Theil stammt, laut der Vorrede ausschliesslich aus der Feder Kupffer's.

[52]) R. Altmann, Ueber embryonales Wachsthum. Vorl. Mittheilung Sep.-Abdr. 1881.

des Medullarrohres und wuchert, durch eine räthselhafte Kraft geleitet und in die richtige Bahn gelenkt, durch den embryonalen Körper hindurch an die betreffenden Muskeln heran, die er zu innerviren hat. An der Muskelfaser zerfällt er in ein Endbäumchen, das sich dieser unter freiem Contakt anlegt.

Für Hensen[53]) lag in dem Umstande, dass man sich bei dieser Auffassung die in einer bestimmten, stets zielbewussten Richtung vordringende Faserspitze gleichsam mit Bewusstsein ausgestattet vorstellen müsste, eine solche Schwierigkeit, dass er sich nicht entschliessen konnte, der Kupffer'schen Ansicht beizutreten und eine besondere Hypothese über die Entstehungsweise der Nervenfasern aufstellen zu sollen glaubte. Nervenzelle und Endorgan sollen darnach in der ersten Anlage, da sie noch unmittelbar nebeneinander liegen, durch „Intercellularbrücken" verbunden sein. Indem sie nun im Laufe der Entwicklung mehr und mehr auseinanderrücken, sollen ihre gegenseitigen Verbindungen allmählig zu langen Fäden, den Nervenfasern ausgezogen werden. „Die Nerven wachsen niemals ihrem Ende zu, sondern sind mit demselben stets verbunden."

In der That waren Zweifel so lange gerechtfertigt, bis man sich mit Hensen sagen musste, dass „noch Niemand das frei auswachsende Ende eines Nerven gesehen hat" (S. 372). Dieses Postultat ist aber heute, dank der Golgi'schen Methode, auf eine jeden Zweifel ausschliessende Weise erfüllt. Erschiene das vorwachsende Ende einfach unter dem Bilde eines Aufhörens der Nervenfaser, so hätte man wohl auch noch heute keine sichere Gewähr dafür, den wirklichen Endstumpf je vor sich gehabt zu haben, denn immer wären ja Bedenken möglich, dass es sich, wo die Faser ihr Ende zu erreichen scheint, blos um ein Ergebniss der Schnittführung oder, an Golgi'schen Bildern, um einen Mangel der Reaction handle. Hensen's Forderung ist erst als realisirt zu betrachten, seitdem Cajal die entscheidende Entdeckung gemacht hat, dass der freie hervorwachsende Stumpf durch eine charakteristische Endverdickung, Cajal's Wachsthumskeule (Cône de croissance) gekennzeichnet ist, die an der Ursprungszelle angelegt, von hier aus allmählig gegen die Peripherie vorgeschoben wird. Hört die im Wachsthum begriffene Faser mit einer solchen auf, so können wir uns darauf verlassen, das wirkliche Ende zu sehen. Ich vermag den Befund des spanischen Forschers auf Grund von Präparaten, die sehr jungen Hühner- und Selachierembryonen entnommen sind, für alle Fasern zu bestätigen. In der Regel erscheint die Wachsthumskeule nicht glatt, sondern mit minimalen, zackigen Aestchen bedeckt, in denen Cajal schon die erste Anlage der Endverästelung erblickt. Cajal's Entdeckung wirft auch auf die Art und Weise der Verlängerung der Faser einiges

---

[53]) V. Hensen, Die Entwickelung des Nervensystems, Virchow's Archiv, Bd. XXX., 1864, S. 166. — Ferner: Beobachtung über die Befruchtung und Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Bd. I., 1876, S. 372.

Licht, insofern sich auf Grund derselben die Annahme eines Wachthums durch Apposition an der Spitze mit Bestimmtheit ausschliessen lässt. Die Verlängerung muss vielmehr entweder durch Nachschub neuen Stoffes von der Zelle her, oder durch interstitielle Zunahme des Fortsatzes vor sich gehend gedacht werden. Erstere Hypothese scheint wahrscheinlicher. Diese Thatsachen müssen auch für die Frage der Nervenregeneration von eingreifendster Bedeutung sein.

Wenn die dargelegte Entwickelungsweise der Nervenfasern sich noch immer nicht der allgemeinen Anerkennung erfreut, indem eine Anzahl von Embryologen und Zoologen der älteren, schon von Kupffer bekämpften Anschauung, die die Entstehung der Nervenfasern aus kettenartiger Verschmelzung mehrerer längsgeordneter Zellen ableitet, den Vorzug gibt, so liegt hierfür der Grund gewiss nicht zu geringem Theile in der befremdenden Natur der Erscheinung, dass der Fortsatz einer einzigen, verhältnissmässig so kleinen Zelle in der Folge so enorme Dimensionen gewinnt. Indess verliert die Sache ihren in der That verblüffenden Charakter, sobald wir uns vergegenwärtigen, dass dieses Missverhältniss zwischen dem Durchmesser der centralen Ursprungszelle und der Länge der peripherischen Nervenfaser anfangs, auch nachdem letztere schon bis zu ihrer Endigung angelegt ist, nicht besteht, und sich erst allmählig einstellt. Frühzeitig sind die Fasern mit dem Gebiet ihrer Endigung durch Contakt verknüpft, zu einer Periode, wo noch Alles enge beieinander liegt; indem nun die Strecke, die sie durchlaufen, allmählich an Umfang zunimmt, ja im Laufe der postembryonalen Entwickelung sich um das hundertfache und darüber hinaus ausbreitet, muss auch die zwischen Mark und Peripherie ausgespannte Faser sich in enormer Weise, sei es durch interstitielles Wachsthum, sei es durch fortdauernde produktive Thätigkeit der Zelle, verlängern. Die Schwierigkeit, eine Nervenfaser, die von dem Lendenmark bis zu den Muskeln der Fussohle verläuft, als Produkt einer einzigen Zelle aufzufassen, ist gewiss nicht geringer, als beispielsweise diejenige, in einem Vogelei eine einzige enorm vergrösserte Zelle zu erblicken.

Das dargelegte Princip beherrscht auch die Entwickelung der sensibeln Nervenfasern. Ein richtiges Verständniss der sensibeln Bahnen wurde erst angebahnt, als His — nachdem schon von anderer Seite vermuthungsweise ähnliche Ansichten geäussert worden waren — mit Bestimmtheit den fundamentalen Satz aussprach, dass die sensibeln Fasern bei Wirbelthieren nicht im Marke selbst entstehen, sondern aus den Nervenzellen der neben dem Rückenmarke befindlichen Spinalganglien hervorgehen. Diese Zellen, die sich direkt oder indirekt aus dem Ektoderm abspalten, erscheinen anfangs einfach spindelförmig mit zugespitzten Enden, strecken indess ihre beiden Pole mehr und mehr in die Länge, um sie schliesslich zu je einer Nervenfaser auswachsen zu lassen. Letztere streben nun, je mit einer typischen und mit der Golgi'schen Methode schön nachweisbaren Wachsthumskeule ausgerüstet, nach zwei entgegen-

gesetzten Richtungen hin; die centrale Faser dringt in das Mark hinein, worin sich ihre Endkeule schliesslich zu einem zierlichen, freien Endbäumchen entfaltet — der Complex dieser Fasern bildet die hintere Wurzel — die peripherische lenkt gegen das Gebiet ihrer Endigung, Epidermis, Schleimhaut u. s. w. hin.

Fast noch klarer lässt sich die principiell gleiche Art der Entstehung an den Zellen verfolgen, die in ihrer ganzen Ausdehnung dem Marke angehören und seit Cajal und Kölliker als Zellen der Stränge bezeichnet werden. Dem Neuroblasten entstammend, dringt die wachsende Faser, mit der hier am leichtesten auffindbaren terminalen Keule versehen, aus der „Kernzone" her in den weissen Markmantel hinein, geht oft durch die vordere Commissur hindurch, verlässt aber das Mark nicht, sondern schlägt in der weissen Substanz, sei es durch einfache Umbiegung, sei es nach T-förmiger Spaltung, die Längsrichtung ein, um schliesslich doch wieder in die graue Substanz einzulenken und sich darin in eine typische Endarborisation auszubreiten.

Aus diesen wichtigen Beobachtungen geht also eine ausserordentlich einfache Auffassung des Nervensystems hervor. Das Nervensystem erscheint uns zusammengesetzt aus einer grossen Menge selbstständiger Einheiten, die, in der ersten Anlage unabhängig von einander, auch später, nachdem sie den complicirtesten Entwicklungsvorgängen unterlagen, nie andere als Contaktbeziehungen zu einander aufweisen. Dieser ganze, scheinbar so innig verknüpfte, verworrene Complex, dessen Elemente durch ihre dichte Vereinigung die compakten Centralorgane herstellen, als peripherische Nervenfasern alle Theile des Körpers durchziehen, zerfällt im Lichte unserer neuen Anschauungen in eine Masse bestimmter, selbstständiger „Individuen", (Edinger), in die Neurone Waldeyer's[54]). Eine jede Nerveneinheit umfasst drei Hauptbestandtheile:

1) die Nervenzelle,
2) die aus ihr als Hauptfortsatz hervorgehende Nervenfaser (bei den Zellen vom Golgi'schen Typus auf ein kurzes Maass reducirt) und
3) deren Endverästelung.

Letztere erscheint in der Mehrzahl der Fälle unter dem Bilde eines mehr oder weniger dichten Endbäumchens. Doch ist die Gegenwart einer solchen aufgesplitterten Endigung nicht als durchgreifendes Gesetz hinzustellen, denn wir kennen Fälle, wo die Faser einfach mit ungetheilter Spitze ausläuft. In solch einfacher Weise finden z. B. die sensiblen Nerven des Regenwurms ihre Endigung, die aus den Nervenzellen der Haut ausgehend, in das Bauchmark eindringen, wo sie allerdings nach gabelförmiger Spaltung in einen auf- und absteigenden Ast unverästelt oder nur wenig verzweigt innerhalb dessen Den-

[54]) W. Waldeyer, Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Deutsche medic. Wochenschrift 1891, No. 44 und ff. S. 64.

dritengewirr frei auslaufen. (Lenhossék,[55]) Retzius.) Auch in manchen sensibeln Endapparaten höherer Wirbelthiere liegt eine ähnliche Form der Nervenendigung vor. — Als secundäre Anhänge schliessen sich an die zwei ersten Hauptglieder (Zellen und Ausläufer) verästelte Nebenfortsätze an, die theils als Dendriten direkt dem Zellkörper entströmen, theils als Nebenfortsätze, Collateralen vom Hauptfortsatze abgegeben werden. — Man kann, je nach der Zahl der Nervenfortsätze, einfache, bipolare (z. B. Zellen der Spinalganglien) und vielleicht auch multipolare Nerveneinheiten unterscheiden.

Die Anordnung der Glieder der Einheiten, die Art und Weise, wie Zellen und Faserantheile sich gegenseitig und gegenüber den Gliedern anderer Einheiten räumlich verhalten, ihre Gruppirung und Schichtung bedingt den Bau des Nervensystems.

Als Wesentlichstes von den drei Gliedern erscheint unzweifelhaft die Nervenzelle, das percipirende oder impulsive Element; Nervenfaser, Terminalverästelung und Seitenzweige stellen leitende Medien, Auswüchse des Zellkörpers dar, die dieser dem Bedürfnisse entsprechend entwickelt, zu nahe und entfernt von ihm gelegenen Elementen Beziehungen einzugehen: andere Nervenzellen zu umspinnen, in sensible Endbezirke hineinzuragen oder sich an contractile Elemente anzulöthen. Diese Beziehungen bestehen stets in einem innigen Contakt. Darin liegt ein wichtiges Organisationsgesetz, nicht nur für die höheren Lebewesen, sondern auch für die wirbellosen Thiere, bis zur Lebensstufe herunter, wo die erste Nervenzelle und Nervenfaser in die Erscheinung tritt.

## Das Rückenmark.

### a. Neuroglia.

Nicht in geringerem Maasse, als hinsichtlich der eigentlichen nervösen Elemente, hat die Golgi'sche Methode in Betreff der Neuroglia der Centralorgane fördernd auf den Gang unserer Erkenntniss und auch in mancher Hinsicht umgestaltend auf die herrschenden Vorstellungen eingewirkt.

Die Anschauungen der Mehrzahl der Forscher in der Literaturepoche von Deiters, dem Entdecker der Neurogliazelle an, bis Gierke, ) dem letzten und gründlichsten Bearbeiter der Neurogliafrage in der vor-golgischen Periode, concludirten in dem Satze, dass sich am Aufbau des Stützgewebes zweierlei Elemente betheiligen: 1) eine ungeformte oder körnige „Grundsubstanz", die als diffuser Kitt das Centralnervensystem durchdringt und Zellen und Fasern umhüllt und 2) sternförmige, reichlich verzweigte Zellen: Neuroglia- oder Deiters'sche Zellen, die durch ihre nach den einen (Frommann, Ranvier, Gierke

---

[65]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 39, 1892, S. 102.

[1]) H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 441 und Bd. 26, 1886, S. 129.

u. A.) anastomotisch verbundenen, nach den anderen (Deiters, Boll u. A.) nur einfach verfilzten Ausläufer ein dichtes, netzförmiges Gerüst für die nervösen Theile darstellen. Während man früher letztere Elemente durchweg als Bindegewebszellen und damit die gesammte Neuroglia als Bindesubstanz auffasste, drang in der letzten Zeit allmählig die Ueberzeugung von ihrer gleichen Abkunft mit den nervösen Elementen durch, eine Anschauung, die zuletzt in Gierke ihren entschiedensten Vertreter fand. Eine Mittelstellung in dieser Frage nahmen diejenigen Forscher ein, die neben der vorherrschenden ektodermalen Anlage des Stützgewebes auch dem Mesoderm einen, wenn auch geringeren Antheil an dessen Bildung zuschrieben, sei es durch zellige Elemente (Bindegewebszellen oder Wanderzellen) sei es durch balkenartige Fortsetzungen, die die Pia mater als „bindegewebige Septa" in die weisse Substanz eintreten lassen soll. Dieser Darstellung begegnen wir u. a. in Schwalbe's Neurologie.[2])

Einen eigenen Standpunkt vertrat Ranvier[3]) dem sich kürzlich auch Weigert[4]) anschloss. Die Gliazelle wird von diesen Forschern als durchaus fortsatzloses Gebilde aufgefasst, das in das Gewirr der Gliafasern wie ein Fremdkörper, ohne sich mit ihnen zu verbinden, einfach eingelagert ist.

Indem ich nun nach diesem summarischen Ueberblick zur Darstellung der Golgi-Bilder der Neuroglia schreite, möchte ich vor allem den noch vielfach fragmentarischen, unfertigen Charakter unserer einschlägigen Erfahrungen betonen. Am besten bekannt ist noch die Neuroglia des Rückenmarkes, auf die wir uns hier beschränken wollen. Aber auch in Betreff der Rückenmarksneuroglia liegt ein nicht unwesentliches Hinderniss eines abschliessenden Verständnisses in dem Umstande, dass namentlich von höheren Vertebraten und dem Menschen bisher vorwiegend junge Exemplare und Embryonen zur Untersuchung verwendet wurden, daher immer noch Bedenken erhoben werden können, ob sich nicht in Einem oder Anderem die Verhältnisse später noch ändern. Für die wesentlichsten Punkte können wir dies allerdings schon angesichts der vorliegenden, wenn auch fragmentarischen Befunde am ausgebildeten Marke ausschliessen, nicht aber in Betreff aller Details. Die nächste Aufgabe der Forschung wird hier sein, die Darstellung der Neuroglia auch am entwickelten Marke mit der Golgi'schen Methode zu versuchen.

Beginnen wir mit einem Bestandtheil der Neuroglia, der bisher wenig berücksichtigt wurde, mit dem Ependymgerüst. Schon von mehreren älteren Forscher, von denen ich Reissner, Stieda, Mauthner, Schmidt nennen möchte, ist die Wahr-

[2]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen, 1881, S. 303.

[3]) L. Ranvier, De la nevroglie. Comptes rendus de l'Acad. des Sc. Tome 94, 1882 p. 1536 und Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebersetzt von Nicati und v. Wyss. Leipzig 1888, S. 972.

[4]) C. Weigert, Bemerkungen über das Neurogliagerüst des menschlichen Centralnervensystems. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 543.

nehmung gemacht worden, dass sich die „Epithelzellen" des Centralkanales im Gebiet der vorderen und „hinteren" Längsfissur in lange Fasern fortsetzen, die bis an die Pia mater vordringen. Schon Vignal[5]) und Gierke (a. a. O. Bd. 25 S. 499) hatten auch für die seitlichen ein ähnliches Verhalten vermuthet. Ein wichtiger Schritt war in dieser Frage geschehen, als Golgi 1885 (Sulla fina Anatomia etc. p. 178) beim Hühnchen an der Hand der Chromsilbermethode den bestimmten Nachweis führte, dass sich in der Embryonalperiode die basalen Enden sämmtlicher Ependymzellen als radiäre Fasern bis zur äussersten Oberfläche des Markes erstrecken. Golgi's Befund wurde seitdem sowohl für das Hühnchen, wie für andere Wirbelthierklassen von einer Reihe von Forschern bestätigt, so von Fritjof Nansen (Amphioxus, Myxine), Falzacappa[6]) (Hühnchen), R. y Cajal (Hühnchen, Säuger, Reptilien) Lachi[7]) (Hühnchen), v. Kölliker[8]) (Säuger) Lenhossék (Hühnchen, Mensch), Van Gehuchten[9]) (Hühnchen, Säuger), Retzius[10]) (Säuger, Fische), Cl. Sala (Batrachier).

Werfen wir einen Blick auf Taf. I, die dem Rückenmark eines 14 cm l. menschlichen Embryo entnommen ist, sowie auf die Figuren 11 und 12. Die schlanken, spindelförmigen Zellkörper der „Ependymzellen" schliessen sich am Centralkanal zur Bildung des bekannten zierlichen Epithelkranzes aneinander und gehen am basalen Pol in je einen zarten, glatten, nervenfaserartigen Fortsatz über, der in einer bestimmten Anordnung, unter sanften Schlängungen, radiär gegen die Oberfläche hinstrebt, um an ihr mit einer kleinen kegel- oder keulenförmigen Verdickung zu endigen. Im äussersten, der weissen Substanz angehörenden Abschnitt gabeln sich diese Fasern in der Regel spitzwinkelig in 2—3 Aeste; eine reichere Verästelung kommt nur denjenigen Ependymfasern zu, deren Zellköiper gerade an der Grenze zwischen vorderer und seitlicher Abtheilung des Centralkanals ihren Sitz haben; die Fortsätze dieser besonders verästelten Ependymzellensorte breiten sich am medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Theil der Vorderstränge aus. — Die Zahl der Ependymfasern ist eine beschränkte, namentlich ziehen sie seitlich in weiteren Abständen von einander.

In der Gegend der vorderen Fissur lassen die hier etwas derberen Fasern, indem sie sich concentrisch gegen den

---

[5]) W. Vignal, Sur le développement des éléments da la moelle des mammifères. Archives de Physiol. norm. et pathol. Tome 1884, p. 230.

[6]) E. Falzacappa, Ricerche istologiche sul midollo spinale Rendiconto della R. Accademia dei Lincei, vol. V. 1889, p. 696.

[7]) P. Lachi, Contributo alla istogenesi della nevroglia nel midollo del pollo. Memoria della Soc. Toscana di Scienca natur., vol. 11. Pisa 1890.

[8]) A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 51, 1890, S. 32.

[9]) A. van Gehuchten, La Stucture des centres nerveux. La moelle épinière et le cervelet. La Cellule, T. VII, 1891, p. 104.

[10]) G. Retzius, Zur Kenntniss der Ependymzellen der Centralorgane. Verhandl. des Biol. Vereins in Stockholm. 1891.

Boden und die daran grenzenden Seitentheile der Fissur hinneigen, eine sehr characteristische, zuerst von Cajal beim Hühnchen und bei Säugern beschriebene meridianartige Anordnung, den vorderen Ependymkeil von Retzius, erkennen. Man vermag die Entstehung dieser Figur an Entwickelungsstadien (beim Hühnchen) von Schritt zu Schritt zu verfolgen; sie hängt zusammen mit der Einrollung, die die medialen, ursprünglich neben der Bodenplatte glatt ausgebreiteten Theile d. Vorderstränge (siehe Fig. 10) unter Bildung der vorderen Fissur erfahren.

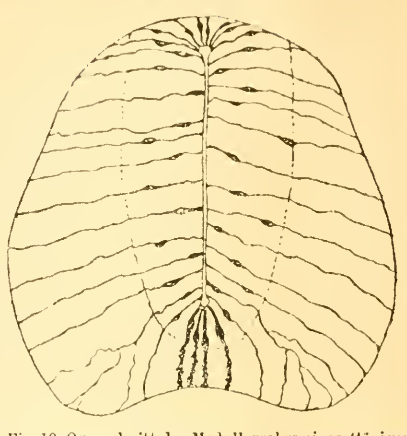


Fig. 10. Querschnitt des Medullarrohrs eines 4tägigen Hühnerembryos mit imprägnirten Radiärzellen.

Hinten in der Mittellinie vereinigen sich die Ependymfasern, nachdem sie gleichfalls einen allerdings viel unansehnlicheren „hinteren Ependymkeil“ (Retzius) gebildet haben, zu einem stärkeren sagittalen Bündel, dem hinteren Ependymstrang oder Septum posterius. Der Streifen galt bis dahin fast allgemein als eine Einsendung der Pia mater und man hat daher beharrlich von einer „hinteren Fissur“ gesprochen, die allerdings von jenem Fortsatz vollkommen ausgefüllt werde. Diese Darstellung ergibt sich nun als haltlos; das Rückenmark ist hinten unzweifelhaft ungespalten; es weist wohl einen Sulcus aber keine Fissura posterior auf, indem das Septum posterius, das nebenbei gesagt, oft gar nicht stärker erscheint, als die übrigen Gliasepta der weissen Substanz, eine eigene Bildung des Rückenmarkes darstellt.[1])

An der seitlichen Ausbreitung der Ependymfasern fällt eine beträchtliche Lücke auf; das ganze Gebiet der Hinterhörner und auch der Hinterstränge ermangelt — abgesehen vom Septum post. — der Ependymfasern. Auch diese Erscheinung findet in der Entwickelungsgeschichte ihre Erklärung. Indem bei der im Laufe der Entwickelung erfolgenden Reduction des ursprünglich spaltförmigen Centralkanales zu seinem runden Querschnitt dessen ganzer dorsaler Abschnitt einer Verlöthung anheimfällt, werden die betreffenden Ependymzellen zu gewöhnlichen Deiters'sche Zellen degradirt und da das gerade diejenigen sind, die Hinterhorn und Hinterstrang durchsetzen, bleiben diese Theile bei der definitiven Vertheilung der Ependymfasern auf den Umriss des Markes unberücksichtigt.

[1]) Zu ähnlichem Ergebniss gelangte unlängst A. Robinson in einer fleissigen embryologischen Arbeit (On the development of the posterior colums etc. Studies in Anatomy from the Anat. Departm of the Owens College. Vol. I., Manchester 1891, p. 93).

Noch wäre bezüglich der am Centralkanal stehenden Zellkörper zu erwähnen, dass jede Zelle zuinnerst einen verdickten Cuticularsaum (Membrana limitans interna) und je ein einziges, starres, in das Lumen des Centralkanales hineinragendes, mit der Golgi'schen Methode schön darstellbares Stiftchen trägt (Fig. 11 und 12). Es handelt sich in diesen Stiftchen, die bisher fälschlich als „Flimmerhaare" aufgefasst wurden, um eine Cuticularbildung von räthselhafter Bedeutung.



Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 11 u. 12. Aus dem Rückenmark eines 23 Ctm. langen menschlichen Embryos. Ependymzellen und Substantia gelatinosa centralis.

Aus Taf. I wird man erkennen, dass den Ependymzellen im Ganzen ein bescheidener Antheil am Stützgerüst zukommt. Doch gewinnen sie an Bedeutung und Interesse einmal durch den Umstand, dass die Richtung ihrer Ausläufer bestimmend ist für die Anordnung der übrigen Neurogliaelemente — sie bilden

gleichsam das Skelet des gesammten Gliagerüstes — dann aber noch mehr dadurch, dass sie onto- wie phylogenetisch (siehe weiter unten) den ältesten Bestandtheil des Stützgerüstes, die directen Abkömmlinge der die Medullarplatten bildenden Ektodermzellen oder vielmehr diese selbst in modificirter Form darstellen. Ihr Complex bildet das „Urgerüst“ des Markes, zu dem sich die übrige Neuroglia als neuerer Erwerb hinzugesellt.

Leider ist noch gerade in Betreff des wichtigsten Punktes keine Einigung und Sicherheit erzielt, desjenigen nämlich, ob das Ependymgerüst in der Form, wie es uns in Taf. I entgegentritt, nur in der Foetalperiode besteht, oder auch in die definitive Einrichtung unverändert übernommen wird, namentlich ob die Ependymfasern auch späterhin alle bis zur freien Oberfläche ausstrahlen? Beim Frosch und bei Fischen — inclusive Cyclostomen und Amphioxus — ist dies bestimmt auch im ausgebildeten Zustande der Fall. Für die höheren Vertebraten hingegen ist es nur bezüglich des „vorderen Keilstückes“ und des Septum posterius unzweifelhaft. Für die seitlichen Ependymfasern hat R. y Cajal bei mehreren Anlässen die Ansicht ausgesprochen, der sich in der Folge auch Retzius und Cl. Sala anschlossen, dass sie im Laufe der Entwickelung eine „Atrophie“ erleiden, d. h. schon in der Nähe des Centralkanales ein freies, verzweigtes Ende finden sollen. Ich vermag dieser Anschauung nicht beizutreten, indem ich die allerdings auch mir bekannten Bilder, nach denen die ausserordentlich zarten Fasern schon in der centralen gelatinösen Substanz frei auszulaufen scheinen, nicht für einwandsfrei erachten kann; dieselben haben auf mich vielmehr seit jeher den Eindruck unvollkommener Imprägnationen gemacht. Thatsache ist, dass sie noch beim 30 Ctm. l. Embryo bis zur Pia mater heranziehen. Später gelingt die Imprägnation des menschlichen Rückenmarkes überhaupt nicht recht und so blieb ich auch im Unklaren, was weiterhin mit ihnen geschieht. Ich möchte einstweilen, von der Ansicht ausgehend, dass, was auf so vorgeschrittener Stufe da ist, auch später erhalten bleibt, vermuthungsweise annehmen, dass sie sich auch im ausgebildeten Zustande als äusserst dünne, spärliche Fasern bis an den Rand des Rückenmarkes hinschlängeln. Positive Anhaltspunkte haben wir ja meiner Ansicht nach für das Gegentheil nicht.

Das Hauptformelement der Neuroglia, die Gliazelle (Fig. 13 u. 14), erscheint auch an Golgi'schen Präparaten in der Form, wie wir sie aus den bisherigen Schilderungen, vor allem aus der ersten genauen Beschreibung von Deiters, dann aus denen von Boll, Golgi (1871), Kölliker, Jastrowitz, Gierke u. a. kennen; so liefern denn unsere neuen Erfahrungen im Wesentlichsten eine Bestätigung früherer Anschauungen. Es handelt sich in der That um reichverzweigte, sternförmige Gebilde, die in grosser Zahl über die graue und weisse Substanz vertheilt sind. Ihr Aussehen findet passenden Ausdruck in der von Jastrowitz eingeführten Bezeichnung „Spinnenzellen“, wenn man auch, um mit Gierke's Worten zu reden, noch niemals Spinnen mit so vielen Beinen gesehen hat, wie die Zellen Fortsätze haben.

Sie sind beim Menschen zahlreicher und auch im Verhältniss zum Querschnitt des Rückenmarkes beträchtlich kleiner als bei den übrigen Säugern und Vertebraten, überhaupt kleine Elemente mit schmalem Protoplasmasaum um den Kern herum,

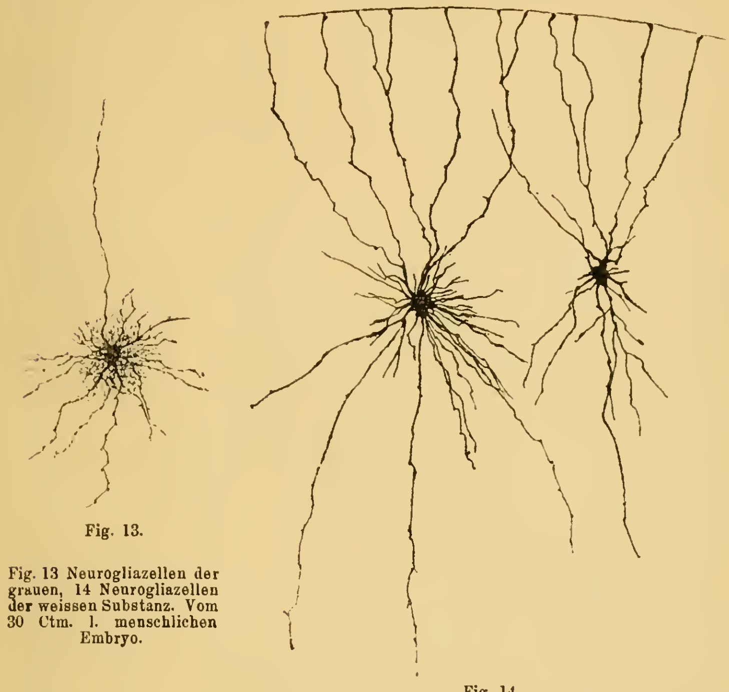


Fig. 13.

Fig. 13 Neurogliazellen der grauen, 14 Neurogliazellen der weissen Substanz. Vom 30 Ctm. l. menschlichen Embryo.

Fig. 14.

die blos durch ihre oft imposante Verästelung Ansehen gewinnen. Im früheren Embryonalstadium erscheinen sie alle von länglicher elliptischer Form, mit der Längsaxe radiär gerichtet, später herrscht die Sternform vor. Ein dichter Rasen von Aesten entströmt nach allen Richtungen hin dem unscheinbaren, oft gleichsam kaum mehr als einen Knotenpunkt der strahlenförmigen Verästelung darstellenden Zellkörper, und zwar lässt sich eine Differenzirung in längere Aeste (Neurogliafasern) einerseits, die oft weite Gebiete des Markes umspannen, und ganz minimale, flaumartige Fädchen andererseits nachweisen, welche zwei Formen allerdings vielfach durch Uebergänge mit einander verbunden sind. Die ersteren sind steif und glatt und die meisten, wie das schon Jastrowitz, Golgi und Boll gegenüber der Schilderung von Deiters betont hatten, ungetheilt, — ab und zu findet man allerdings spitzwinkelige Theilungen. Alle Aeste, die längeren wie die ganz kurzen, endigen mit freien Spitzen. Die Gliazellen sind unabhängige Gebilde, sie stellen ebenso wie die Nervenzellen Einheiten dar. Durch ihre starren, geraden Aeste, ihren zarten, wurzelfädchenartigen Besatz, sowie auch die geringen Dimensionen ihres Zellkörpers unterscheiden

sich die Gliazellen sehr auffallend von den Nervenzellen, und die Unterscheidung der beiden Zellarten kann dem geübten Auge in keinem Falle Schwierigkeiten bereiten.

Aber ein wichtiges Structurverhältniss war früheren Untersuchungen vorenthalten geblieben, das nun mit der Golgi'schen Methode klar zur Ansicht gelangt: ausser der localen oder „secundären" Verästelung besitzt jede Zelle im Anschluss an die Verhältnisse bei den Nervenzellen noch einen oder mehrere Hauptfortsätze, die in der durch die Ependymfasern vorgezeichneten Richtung radiär durch die graue und weisse Substanz hindurch gegen die Oberfläche ausstrahlen, um an ihr zu endigen.

Halten wir uns zunächst an die graue Substanz des menschlichen Rückenmarks, so liegen hier die Verhältnisse sehr einfach, indem die Gliazellen stets nur einen einzigen peripherischen Fortsatz besitzen, der sich erst in den äussersten Gebieten des Markes, nahe an dessen Rand, in eine Anzahl — in der Regel in 3—4 — divergirende Aeste zerfasert, die alle die Pia mater erreichen, an die sie mit den schon von den Ependymfasern her bekannten kleinen kegelförmigen Terminalklümpchen herantreten. Soweit er in seinem Lauf der grauen Substanz angehört, erscheint der Fortsatz im Gegensatz zu den glatten Ependymfasern überall mit zahlreichen minimalen Fäserchen und Anhängseln besetzt, während er im Bereich der weissen Substanz eher von glatter, gleichmässiger Beschaffenheit ist.

Der peripherische Ausläufer ist in histologischer Beziehung der echte Primärfortsatz der Gliazelle; er ist schon angelegt zur Zeit, da die Gliazellen der „secundären" Aeste noch fast vollkommen entbehren, und stellt in früheren Stadien ein viel ansehnlicheres Gebilde dar, als später. So sehen wir auf dem in Taf. I wiedergegebenen Bilde den Querschnitt des Markes von einem dichten System kräftiger, radiärer Fasern säulenartig durchsetzt, die von inneren Theilen nach der Oberfläche hin ausstrahlen und das Bild der Neuroglia vollkommen beherrschen. Später, schon etwa beim 30—40 cm langen Embryo, verändert sich das Bild insofern, als der Schwerpunkt von jener radiären Faserung mehr und mehr auf die Gliazelle, genauer auf ihre sich ansehnlich entfaltende spinnenförmige Ausbreitung verlegt wird, der sich nunmehr der peripherische Fortsatz als unscheinbarer Ast entwindet, um seinen langen Weg anzutreten. Die radiären Ausläufer mehrerer Gliazellen vereinigen sich in der weissen Substanz zu Bündelchen, die nebst eingelagerten peripherisch gelegenen Gliazellen die bekannten Glia-septa, irrthümlicher Weise so lange als Einstülpungen der Pia mater oder gar als Complexe elastischer Fasern aufgefasst, darstellen. Ihre keulenförmig verdickten und verästelten Endtheile treten auf der Oberfläche des Markes zu einer schmalen Neurogliarinde, Gierke's Gliahülle, zusammen.

Die Golgi'schen Bilder ergeben, dass sich sowohl in der Beschaffenheit der einzelnen Gliaelemente wie auch in deren Anordnung je nach den verschiedenen Regionen des Querschnittes

beträchtliche locale Verschiedenheiten geltend machen, von denen man bis dahin, da Zupfpräparate dazu von vornherein ungeeignet sind, die Schnittfärbungen aber keine vollkommenen, übersichtlichen Bilder der Neuroglia lieferten, wenig wusste. Eine Fülle neuer Details tritt uns hier entgegen, die in nächster Zeit jedenfalls vielfach den Gegenstand ausführlicher Untersuchungen bilden werden. Ich muss es mir hier natürlich versagen, auf alle Einzelheiten einzugehen und möchte mich, unter Hinweis auf meinen etwas detailirteren Aufsatz[12]), nur auf das Wichtigste beschränken.

Innerhalb der grauen Substanz selbst kommen zwei etwas verschiedene Zelltypen zur Beobachtung, der eine in deren mittlerem, commissuralem Abschnitt, der andere in den seitlichen Haupttheilen. Die Gliazellen im Bereich der Substantia gelatinosa centralis und der sie in breitem Umkreise umgebenden Zone (Fig. 12) beanspruchen geradezu den Namen „Riesenspinnenzellen", nicht etwa durch die Grösse ihres Zellkörpers, sondern vermöge ihrer auffallend langen, kräftigen, strahlenförmigen, steifen, glatten und stets ungetheilten Fortsätze, von denen sich die medialen concentrisch um den Centralkanal herumlegen und sich so zu einem dichten Faserkranz um ihn herum verfilzen. Dieser circuläre Filz ist es, der der erwähnten Substanz, nebst ihrer relativen Armuth an Nervenelementen, ihr charakteristisches Gepräge verleiht; durch ihn nimmt die Substanz bei der neuen Weigert'schen Gliafärbung jenen dunkelblauen Ton an, der sie schon bei schwacher Vergrösserung aus dem übrigen, heller gefärbten Querschnitt hervortreten lässt. Die Fortsätze dieser geradezu monströsen Zellen erstrecken sich über ansehnliche Gebiete des Querschnittes; so senden die zu beiden Seiten der vorderen Commissur gelegenen ein dichtes Büschel von Aesten durch letztere hindurch und bilden so eine „Neurogliacommissur", so lassen die neben dem dorsalen Theil des Centralkanales befindlichen ihre steifen Strahlen tief in das Gebiet der Hinterstränge eintreten.

Einen nicht wenig abweichenden Habitus gewähren hingegen die zahlreichen Gliazellen im Vorderhorn und den unmittelbar dahinter befindlichen Theilen der grauen Substanz (Fig. 13) — es sind das gerade diejenigen, die man ihrer grossen Zahl zufolge als Normaltypus hinstellen kann; die secundären Fortsätze erscheinen hier bedeutend kleiner, während der feine Rasen der Zelloberfläche, der bei den um den Centralkanal herum befindlichen Gliaelementen fast ganz fehlt, mehr zur Geltung kommt; auch sind sie der Imprägnation weniger zugänglich als jene. Der peripherische Ausläufer folgt stets genau der Richtung, die durch den Verlauf der Ependymfasern vorgezeichnet ist.

---

[12]) M. v. Lenhossék. Zur Kenntniss der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 5. Versamml. 1891. (Anat. Anz.) S. 193.

Höchst charakteristisch ist die Anordnung der Neurogliafaserung im Gebiet der hinteren grauen Commissur und zu beiden Seiten davon. Bei der Unmöglichkeit, die etwas umständlichen Verhältnisse mit einigen Worten anschaulich zu schildern, möchte ich die Blicke des Lesers auf Taf. I lenken. Die Zellkörper erscheinen hier nicht, wie bei den übrigen Gliaelementen, radiär zum Centralkanal orientirt, sondern stehen mitsammt dem Anfangstheil ihres peripherischen Ausläufers senkrecht oder schief zum Septum posterius. Die aus ihnen entspringenden Ausläufer reihen sich, anstatt einfach radiär zur Oberfläche zu laufen, in S-förmig geschwungenen Curven aneinander, ungefähr parallel der Grenze zwischen Hinterstrang und grauer Substanz. Der quere Anfangstheil lenkt unter sanfter Biegung oder oft auch stärker accentuirter Knickung in den weiteren, sagittalen Abschnitt über, der mit schwacher, nach innen gewendeter Convexität Hinterhorn und Hinterstrang durchsetzt, um stets ungetheilt die Oberfläche zu erreichen. Dabei ziehen die Fasern nicht genau parallel miteinander, sondern beschreiben, je mehr lateral gelegen, desto ausgeprägtere Curven, wodurch ihre vorderen Abtheilungen eine convergirende, ihre hinteren eine divergirende Anordnung gewinnen. Die Stelle, wo sie am engsten zusammentreten, entspricht derjenigen Gegend des medialen Hinterhornabschnittes, die die „Einstrahlungsbündel" der hinteren Wurzel als Eintrittspforte in die graue Substanz benützen. Auch die weiter aussen im Hinterhorn befindlichen Gliazellen zeigen die Tendenz, sich mit dem Zellkörper und dem ersten Abschnitt des Fortsatzes quer zur Mittellinie zu richten und so einen Bogen zu bilden. Man darf sagen, dass während in den vorderen und mittleren Theilen des Querschnittes die Anordnung der Neuroglia vom Centralkanal als dem Mittelpunkt ihrer radiären Ausbreitung beherrscht wird, für die Lagerung der dahinter befindlichen Gliaelemente der massgebende Faktor im Septum post., d. h. in dem obliterirten Abschnitt des Centralkanales gegeben ist. Ich bemerke schliesslich, dass wir die erste Reproduction der geschilderten Anordnung v. Kölliker verdanken. Die Fig. 28 seiner Arbeit (Rückenmark des Schafes) lässt sie ganz deutlich erkennen.

Auch die vielfach discutirte Frage nach der Natur der Rolando'schen Substanz, ob nervöses Ganglion oder Neurogliaanhäufung, wird durch die Golgi'sche Methode ihrer Lösung genähert, wobei beiden scheinbar gegensätzlichen Anschauungen in gewisser Hinsicht ihr Recht zu Theil wird. Zunächst stellt es sich heraus, dass die Forscher, die ihr schon früher Nervenzellen zuschrieben (Schwalbe, Gierke, H. Virchow[13]) u. a.), vollkommen Recht hatten. Wie Golgi, R. y Cajal, v. Kölliker und van Gehuchten nun mit der Golgi'schen Methode bestimmt nachgewiesen haben, ist in der Substanz in der That

[13]) H. Virchow, Ueber Zellen in der Substantia gelatinosa Rolando. Ref. im Neurol. Centralblatt. 1887.

eine Anzahl characteristischer Nervenzellen eingelagert, wodurch sie sich allerdings an die übrige graue Substanz als gleichwerthiger Abschnitt anschliesst. Sie sollen im folgenden Theil zur Sprache kommen. Allein die Eigenart der Substanz, vor allem ihr markantes Verhalten den gewöhnlichen Färbungen gegenüber, beruht weniger auf der Gegenwart dieser Nervenelemente, als vielmehr auf der Besonderheit ihrer Neurogliazellen und Fasern. Bei menschlichen Foeten zwischen 14 und 30 cm Länge finde ich dieselben, ebenso wie schon Cajal früher bei der neugeborenen Katze, mit einem so reichen Buschwerk ausserordentlich zarter Fasern versehen, wie es sonst an keiner anderen Stelle des Rückenmarkes vorkommt. Hierin liegt das Characteristische der Formatio Rolandica. Ja sogar die Fasern, die, aus weiter vorn gelegenen Gliazellen der Hinterhörner entspringend, die Rolando'sche Substanz blos zum Durchtritt benutzen, weisen — soweit sie der Substanz angehören — diesen dichten pelzigen Ueberzug auf. Nun scheinen sich aber später noch gewisse Veränderungen einzustellen. So finde ich wenigstens bei neugeborenen Nagern, dass dieser Besatz mittlerweile seinen faserigen Character eingebüsst und sich zu körnig-traubigen, laubartigen Wucherungen umgewandelt hat, die sich äusserst schwierig imprägniren. Auch der Weigert'schen Gliafärbung scheinen diese Bildungen nicht zugänglich zu sein; so ist die Angabe von Weigert, wonach sich in der Rolando'schen Substanz keine Gliafasern färben, aufzufassen. Aus der Zusammendrängung dieser körnigen Massen erkläre ich mir die sich allmählich einstellende dichte, später geradezu homogene Beschaffenheit der Substanz. Ich kann übrigens nicht umhin, zu betonen, dass hier noch Nachuntersuchungen dringend erwünscht sind.

Die vielen Deiters'schen Zellen, aus denen sich die Neuroglia der weissen Substanz zusammensetzt, schliessen sich zum kleineren Theile an die der grauen Substanz eigenthümliche Zellform an, der Mehrzahl nach aber besitzen sie ihren eigenen, sehr characteristischen Habitus (Fig. 14). Ihr Hauptmerkmal besteht darin, dass sie statt eines einzigen, mehrere peripherische, bis an die Pia mater herantretende Fortsätze, oft ein ganzes Büschel solcher, aufweisen. Der Verlauf derselben ist kein gerader, gestreckter, sie ziehen nicht einfach pinselförmig an den Rand, sondern weichen breit, armleuchterartig auseinander. Die grösste Anzahl solcher lassen die Gliazellen im Bereich des eingerollten, der vorderen Fissur zugekehrten Abschnittes der Vorderstränge erkennen. Ein dichter, breit auseinandertretender Schopf, aus 6—8 oder noch mehr derben, sich oft kreuzweise übereinanderlegenden Fasern bestehend, strömt von dem schwachen Zellkörper aus zur Seitenwand der vorderen Fissur hin, wodurch diese Zellen gleichsam an die vielstrahligen Gliazellen im Cyclostomenrückenmarke (s. weiter unten) erinnern. Ein zweites Characteristicum der Gliazellen der weissen Substanz bezieht sich auf die „secundären" Fortsätze. Diese verdienen hier diesen Namen gar nicht, indem sie oft stärker sind,

als die peripherischen; es sind das gewöhnlich dicke, lange, starre Aeste, ähnlich wie wir sie bei den Gliazellen der Substantia gelatinosa centralis sahen, nur breiten sie sich hier nicht wie dort nach allen Richtungen aus, sondern streben zumeist pinselartig nach der grauen Substanz hin, in die sie oft tief, ja in manchen, allerdings seltenen, Fällen fast bis zum Centralkanal hineinragen. Die feinen Wurzelfädchen der Zelloberfläche treten sehr oft zurück.

Werfen wir nach dieser gedrängten Schilderung noch einen Blick auf die Beschaffenheit der Neuroglia im Rückenmarke anderer Säuger und Vertebraten, soweit sie bisher untersucht sind.

Hinsichtlich der Säuger, von denen mir hauptsächlich Praeparate von Nagern und Carnivoren vorliegen, habe ich der vorstehenden Beschreibung nicht viel hinzuzufügen, da uns dieselben Elemente, ja auch dieselbe Anordnung, bis in alle Details hinein, entgegentritt. Hervorzuheben ist nur, dass, je kleiner das Thier, resp. das Rückenmark, desto grösser, aber auch desto spärlicher erscheinen die Gliazellen im Verhältniss zum Querschnitte, desto derber die von ihnen ausgehenden Fasern. Auch finden wir die peripherischen Ausläufer gewöhnlich buschiger als beim Menschen.

Auch im Vogel- und Reptilienrückenmarke herrscht nicht nur in den fundamentalen Punkten, sondern auch in den meisten Einzelnheiten dieselbe Anordnung. Bezüglich der Reptilien liegt namentlich eine genaue Schilderung aus der Feder R. y Cajal's[14]) vor. Die Neuroglia zerfällt in Ependymzellen und Gliazellen; die Fortsätze beider verlängern sich als Neurogliafasern bis zur Oberfläche des Markes, wobei sie innerhalb der weissen Substanz stets in ein starkes Büschel divergirender Aeste zerfallen („penacho periferico"). Die Gliazellen der weissen Substanz zeichnen sich auch hier durch die Gegenwart eines ganzen Pinsels von peripherischen Aesten aus.

Die Neuroglia des Batrachierrückenmarkes wurde unlängst von Cl. Sala, einem Schüler Cajals,[15]) in genauester Weise beschrieben. Ich vermag die Schilderung Sala's, die sich auf das entwickelte Rückenmark bezieht, auf Grund eigener Praeparate zu bestätigen. Auffallend ist vor Allem die grobe und pelzige Beschaffenheit der Ependymfasern. An den Deiters'schen Zellen erscheint der Zellkörper plump; sie sind nur mit spärlichen secundären Aesten, dafür aber mit einem sehr kräftigen peripherischen Fortsatz ausgestattet, der — und darin liegt das Characteristische für die Stützzellen des Amphibienrückenmarkes — schon innerhalb der grauen Substanz in einen reichlichen Pinsel derber Aeste zerfällt, die die weisse Substanz radiär durchströmen, um aussen mit je einem kegelförmigen Knötchen zu endigen und letzterer, sobald sich nur einige nebeneinander impraegnirt haben, ein dichtstreifiges Aussehen verleihen.

Ueber die Neuroglia im Rückenmark des Teleostier ist mir ausser einer Zeichnung von Retzius, [16]) die das Ependymgerüst des Rückenmarkes vom entwickelten Hecht darstellt (die zarten Ependymfasern durchsetzen das Mark radiär bis zur Oberfläche) nichts bekannt. Umso genauer bin ich in der Lage, über das Stützgewebe des Rückenmarkes von Raja zu berichten, wovon ich während meines Aufenthaltes in Neapel im April 1892 mehrere junge, etwa 10 ctm lange Exemplare nach Golgi behandelt hatte. Der Anschluss an den allgemeinen Typus der Neuroglia ist ein vollkommener,

---

[14]) S. R. y Cajal. La médula espinal de los reptiles. In Pequenas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. Barcelona 1891, p. 48.

[15]) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892. Imprenta de la Casa Provincial de Caridad.

[16]) G. Retzius, Zur Kenntniss der Ependymzellen der Centralorgane. Verh. d. Biol. Vereins in Stockholm. 1891, Fig. 4, S. 108.

ja es scheint sogar in einigen Punkten im Vergleich zum Amphibien- und Reptilienrückenmarke eine höhere Form vorhanden zu sein. So erscheinen z. B. die sich schön radiär ausbreitenden [Ependymfasern nicht wie bei jenen, zottig, sondern von zarter und völlig glatter Beschaffenheit; sie neigen sich vorn zu einer wenn auch schwach ausgeprägten Keilfigur zu-

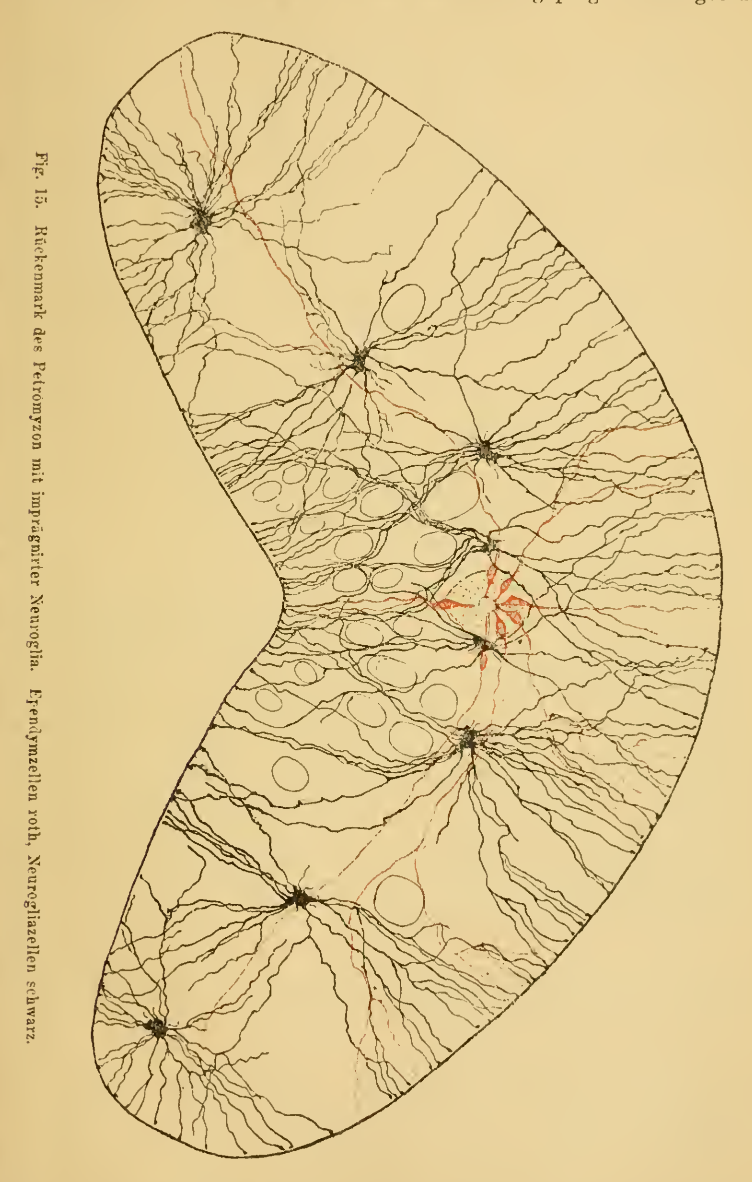


Fig. 15. Rückenmark des Petromyzon mit imprägnirter Neuroglia. Ependymzellen roth, Neurogliazellen schwarz.

sammen, bilden hinten ein Septum posterius und lassen in ihrer Ausbreitung der dorsalen Hälfte des Markes entsprechend eine ansehnliche Lücke erkennen. Die Gliazellen der grauen Substanz sind plump, ihr Fortsatz er-

scheint im Bereich der grauen Substanz äussert behaart, während er in der weissen plötzlich eine ganz glatte Beschaffenheit gewinnt. Auffallend ist der Umstand, dass er — sich der höheren Form nähernd — zumeist ungetheilt an die Peripherie herantritt.

Im Cyclostomenrückenmark wurde die Neuroglia zuerst von Nansen[17]), dann von Retzius[18]) mittels der Golgi'schen Methode dargestellt, und zwar beziehen sich die Schilderungen und Abbildungen beider Forscher auf Myxine. Ich vermag diesen Darstellungen ein Bild der Neuroglia aus dem Rückenmark des Neunauges (Fig. 15) beizufügen. Die Ependymfasern erscheinen glatt, zart und sind sehr spärlich; dagegen finden wir zahlreiche Gliazellen, die sich aber nicht gleichmässig auf den ganzen Querschnitt vertheilen, sondern sich mit ihrem Zellkörper auf die einem Streifen ähnliche graue Substanz beschränken. Sie zeichnen sich alle durch enorme Verästelung aus, wobei es sich nicht um secundäre, sondern mit geringen Ausnahmen um lauter primäre, die Peripherie erreichende Aeste handelt. Jede Zelle lässt sowohl an die ventrale wie an die dorsale Fläche des Markes ein Buschwerk von Zweigen herantreten (im Gegensatz zu den Abbildungen von Nansen und Retzius, wo sie nur mit einseitiger Ausbreitung dargestellt sind), die am seitlichsten gelegenen auch an die laterale Kante des Markes. Die medialen Aeste der zu beiden Seiten der Mittellinie befindlichen Zellen kreuzen sich vielfach vor und hinter dem Centralkanal.

Hochinteressant ist das Verhalten des Stützsystems im Rückenmark des Amphioxus. Wie zuerst Nansen (a. a. O.) und Rohde[19]) nachgewiesen haben und wie ich es kürzlich mit der Golgi'schen Methode, wenn auch in fragmentarischer Weise, bestätigen konnte, wird die gesammte Neuroglia durch die Ependymfasern, die sich radiär vom Centralkanal gegen die Oberfläche ausbreiten, dargestellt. Ich finde die Ependymfasern ziemlich derb und ungetheilt. Bei dem Mangel von Deiters'schen Zellen sehen wir bei Amphioxus den Zustand, der bei den Vertebraten eine vorübergehende frühzeitige Phase der Entwicklung darstellt, als dauernde Einrichtung realisirt.

Die Frage nach der embryonalen Herkunft der Neuroglia wurde im Laufe der Zeit, wie schon eingangs kurz skizzirt, in verschiedener Weise beantwortet. Lange galt diese durchweg als „Bindesubstanz". Noch bei Gerlach (1870)[20]) und Boll (1874)[21]) herrscht diese Auffassung vor, obgleich Boll S. 14 auf Grund „entwickelungsgeschichtlicher Untersuchungen" schon bemerkt, „dass die bindegewebigen Elemente von vornherein schon an Ort und Stelle vorhanden sind und einen integrirenden Theil der Embryonalanlage bilden und nicht erst durch von der Pia mater aus eindringende Fortsätze zwischen die nervösen Theile eingeschoben werden", ja noch in der Zusammenstellung von Obersteiner[22]) vom Jahre 1888 erscheint das Stützgewebe als Bindesubstanz.

---

[17]) Fr. Nansen, Structur and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen's Museums Aarsberetning for 1886. Bergen, 1887 pg. 160.

[18]) G. Retzius, Biologische Untersuchungen, neue Folge II. Stockholm, 1891 S. 51.

[19]) E. Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus lanceolatus. Schneider's Zoologische Beiträge, Bd. 2, H. 2. Breslau 1888.

[20]) J. Gerlach. Von dem Rückenmark. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II. Leipzig, 1872, S. 670.

[21]) F. Boll, Die Histologie und Histiogenese der nervösen Centralorgane. Archiv f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. IV 1874. S. 1.

[22]) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Wien 1888.

Indess schon früher tauchten da und dort Anschauungen auf, die jenen vermeintlichen Contrast zwischen nervösen Elementen und Stützsystem einzuschränken bestrebt waren. Ich erinnere an die ganz alte Angabe R. Wagner's[23]), wonach auch die „Grundsubstanz“ der Centralorgane von nervöser Natur sei, an die ähnlichen Ansichten, zu denen Henle und Merkel[24]) durch ihre Untersuchungen gelangt waren. Wer als erster die Idee von der ektodermalen Abstammung der gesammten Neuroglia in ihrem vollen Umfange concipirte, vermag ich nicht anzugeben. Waldeyer (Referat S. 46) nennt Götte[25]) als deren Urheber. Sind diese Anschauungen auch im letzten Jahrzehnt durch mehrere Histologen, vor allem durch Gierke (a. a. O.) in entschiedenster Weise vertreten worden, so gewannen sie doch erst festen Boden durch die embryologischen Forschungen von His[26]), aus denen die Herkunft wenigstens eines Theiles der Neuroglia aus den Zellen der Medullarplatte mit Bestimmtheit hervorging. Für die Deiters'schen Zellen allerdings hatte auch His die Möglichkeit eines bindegewebigen Ursprunges offen gelassen. Er unterschied an der Neuroglia als Hauptbestandtheil ein faseriges Netzwerk, das Myelospongium, das ausschliesslich aus den verzweigten äusseren Fortsätzen der Ependymzellen hervorgehe, und darin eingelagert die Deiters'schen Pinselzellen, in denen er secundär hinzugekommene, in das Markgerüst als fremde Elemente eingetretene Bindegewebszellen vermuthete.

Es war nun gewiss ein wichtiges Moment in der Geschichte der Neurogliafrage, als es Fritjof Nansen[27]) im Jahre 1886 zuerst gelang, die gesammte Neuroglia des Rückenmarkes von Myxine an der Hand der Golgi'schen Methode darzustellen (das Ependymgerüst wurde schon früher von Golgi dargestellt), die Gliazellen in ihrem characteristischen Verhalten zu enthüllen und aus den so beweisenden Bildern den Satz abzuleiten, dass auch „die Neurogliazellen einen ektodermalen Ursprung haben und sich aus den Epithelzellen des Centralkanales entwickeln“. Ich bezeichne dieses Moment als einen Wendepunkt in der Neurogliafrage, obgleich ja schon früher von anderer Seite ähnliche Anschauungen entwickelt wurden, denn hier handelt es sich zuerst um positive, klare Bilder und nicht um problematische Ergebnisse, wie sie uns Zerzupfung und gewöhnliche Färbungen lieferten.

Was Nansen für Myxine, das that bald darauf R. y Cajal ohne Kenntniss der Nansen'schen Mittheilung in einer verdienst-

---

[23]) R. Wagner, Göttinger Nachrichten, 1854, No. 3, S. 28.

[24]) J. Henle und Fr. Merkel, Ueber die sogenannte Bindesubstanz der Centralorgane des Nervensystems. Zeitschrift f. rationelle Medizin, 1869. S. 48.

[25]) A. Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig. 1875. S. 275.

[26]) W. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1890. S. 103.

[27]) Fr. Nansen, The Structur and Combination etc. S. 160.

vollen Arbeit[28]) für das Hühnchen, sowie auch für Säuger. Es folgten dann weitere Nachweise hinsichtlich der Reptilien und Amphibien, ich selbst vermochte für das menschliche Rückenmark den gleichen Ursprung festzustellen, so dass in dieser wichtigen Frage nunmehr bis zu einem gewissen Grade eine Einigung erzielt, eine Verallgemeinerung ermöglicht ist.

Die Herkunft der typischen Neurogliazellen kann demnach keinem Zweifel unterliegen: es sind das alle Derivate der die Medullarplatten bildenden Ektodermzellen. Hierauf weist schon ihre ganze Anordnung hin, namentlich der Umstand, dass sie mit dem Zellkörper nach innen, dem Centralkanal zugekehrt liegen und von ihm aus in peripherischer Richtung und zwar in genauestem Anschluss an den Verlauf der doch augenscheinlich dem Ektoderm entstammenden Ependymfasern einen oder mehrere Fortsätze an die Oberfläche des Markes herausstrahlen lassen, wo sie stets frei endigen. Dafür spricht auch ihre Aehnlichkeit mit den Nervenzellen.

Aber noch directere Beweise liefert die Verfolgung der histogenetischen Vorgänge im embryonalen Mark, wie sie mit der Chromsilbermethode so klar zur Anschauung kommen. Die nachfolgende Schilderung knüpft hauptsächlich an Untersuchungen an (Cajal, Lenhossék)[29]), die am Hühnchen angestellt wurden.

Den Ausgangspunkt der Entwickelung bildet das Stadium, wo das eben zur Abschnürung gelangte Medullarrohr aus einer einzigen Schichte (Hensen) säulenförmiger Zellen besteht. Diese verlängern sich mit der Zunahme des Markes an Umfang noch viel mehr, ja sie verdünnen sich zu zarten Fasern, die nun das Mark als Ependymgerüst in radiärer Anordnung durchsetzen. Ihre weiteren Umwandlungen bestehen in einer Zerfaserung ihrer äusseren Enden und im Heranrücken des Zellkerns an das Lumen des Centralkanales. Beim 3—5tägigen Hühnchen wird noch das ganze Stützsystem, wie bei Amphioxus, durch diese Radiärfasern dargestellt.

Erst gegen den 6. Tag treten die ersten Deiters'schen Zellen in die Erscheinung. Sie gehen aus der gleichen Anlage wie die Nervenzellen hervor, nämlich aus den um den Centralkanal als Keimschichte angereihten Mitosen. Auch in der weiteren Entwickelung ist die Analogie mit Neuroblasten überraschend: wie bei jenen die Bildung des Nervenfortsatzes, so leitet sich hier schon im Momente der Entstehung die des peripherischen Ausläufers ein, wie jene, gelangen sie dann durch allmähliges Herausrücken vom Centralkanal her in äussere Gebiete des Markes, zuerst die graue, dann auch die weisse Substanz bevölkernd. Beim Hühnchen lässt sich die allmähliche centrifugale Ausbreitung der Gliaelemente vom 5.—6. Tage an sehr genau verfolgen, für den menschlichen Embryo besitzen

---

[28]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. Anat. Anz. Jahrg. V, 1890, S. 115.

[29]) M. v. Lenhossék. Zur Kenntniss der ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Verhandl. d. X. Internat. Mediz. Congresses, Berlin 1891. Bd. II. S. 115.

wir hierfür noch keine positiven Angaben, und man kann einstweilen den Zeitpunkt, wann die fragliche Herauswanderung beginnt, nicht bestimmen. Thatsache ist, dass beim 2 Monate alten Embryo die weisse Substanz noch vollkommen kernlos ist, während die graue aus dicht gedrängten Kernen zu bestehen scheint. Erst in etwas späteren Stadien treten auch in der ersteren mehr und mehr Gliakerne in die Erscheinung, offenbar durch Herausrücken von der grauen Substanz her, in der sich jetzt die Anordnung der Kerne aufgelockerter gestaltet.

Der dargelegte Typus und die dargelegte Entwickelungsweise aus dem Ektoderm stimmt nach meinen Befunden ausnahmslos für alle Elemente der Neuroglia. Ich finde mich hierin im Widerspruch mit einer früheren, vielleicht auch heute schon nicht mehr festgehaltenen Angabe R. y Cajal's[30]), wonach zu der ektodermalen Anlage der Neuroglia in vorgeschritteneren Stadien der Entwickelung noch eine, wenn auch geringe, mesodermale Zuthat hinzutrete in Form von Gliazellen, die von etwas abweichendem Typus und vielleicht von bindegewebiger Natur seien, sei es dass sie ausgewanderten Leucocyten, sei es dass sie aus den Blutgefässen abgelösten Endothelzellen entsprächen. Ich habe dergleichen Elemente nie gesehen. In der Nähe der Blutgefässe, oft auch ihnen direct aufsitzend gewahrte ich allerdings häufig Gliazellen, die durch ihre helle, gelbliche Impraegnation sowie auch durch ausgiebige Färbung ihrer zarten Aestchen auffielen, indess konnte es angesichts des mitunter nachweisbaren peripherischen Ausläufers nicht zweifelhaft sein, dass es sich nicht um eine besondere Zellsorte, sondern nur um eine Eigenart der Reaction handelte, die ich mir in der Weise erkläre, dass das stark geschwärzte Blutgefäss die Impraegnation der benachbarten Gliazellen chemisch beeinflusse.

Ich möchte also mit aller Entschiedenheit gegen jeden Versuch einer dualistischen Auffassung der Neuroglia Stellung nehmen. Wir dürfen meiner Ueberzeugung nach nicht mehr zögern, die Frage, ob im Rückenmarke überhaupt Bindegewebe enthalten sei, auf Grund der Golgi'schen Bilder bestimmt zu verneinen, natürlich abgesehen von den das Mark durchspinnenden Blutgefässen. Die früher so vielfach vertretenen Angaben über das Eindringen von Bindegewebsbalken von der Pia mater her beruhen, wie das schon Boll erkannt hatte, auf einer Verwechselung mit Gliafasern. Alle Fasergebilde in der Stützsubstanz des Markes stellen Fortsätze von Gliazellen dar; das Rückenmark erscheint uns als durch und durch ectodermales Organ, das auch seine inneren Stützvorrichtungen aus eigenen Mitteln zu bestreiten in der Lage ist und nur das zu seiner Ernährung dienende Kanalsystem, sammt Inhalt natürlich, einer fremden Hülfe entlehnt.

---

[30]) S. R. y Cajal, Contribución al estudio de la estructura de la médula espinal. Revista trimestral de Histología normal y Patología. Año I. 1889, p. 85.

Wenn sich in dieser Hinsicht ein begründetes Urtheil abgeben lässt, so bereitet eine andere Frage ungleich mehr Schwierigkeiten: diejenige nämlich nach der Existenz oder Nichtexistenz jener „Grundsubstanz", die bald als körnige oder netzförmige, bald als homogene Masse in den Darstellungen aller früheren Forscher, namentlich in denen Boll's und Gierke's, eine so hervorragende Rolle spielt. Positive Angaben in dieser Richtung können wir kaum zugeben; enthüllen uns doch unsere neuen Methoden auch an Stellen, wo man früher nur eine structurlose Masse sah, einen wunderbaren Reichthum an Fasergebilden und mahnen uns daher zum grössten Skepticismus in der Aufnahme solcher Angaben. Als Postulat kann die Hypothese einer Grundsubstanz wohl auch nicht gelten, denn angesichts des grossartigen, theils aus den Verästelungen der Nervenelemente, theils aus den Ausbreitungen der Gliazellen hervorgehenden Filzes, der uns an Golgi'schen Präparaten entgegentritt, könnte man sich schliesslich den Aufbau des Markes auch ohne den Nothbehelf einer eigentlichen Verbindungsmasse, blos aus der Verfilzung der Fasern, wie etwa einen Ballen festverfilzter Haare, vorstellen, unter Herbeiziehung etwa einer die vielleicht vorhandenen minimalen Zwischenräume durchtränkenden serösen Flüssigkeit. So müssen wir uns denn einer Entscheidung in dieser Frage einstweilen enthalten.

### b) Nervöse Elemente.[31])

1) Vordere Wurzeln. Die motorischen Wurzeln bestehen vorwiegend aus starken Axencylindern, die sich am frühzeitigsten von allen Fasergebilden des Markes mit Myelin umhüllen (Flechsig). Sie weisen äusserst einfache Ursprungsverhältnisse auf, indem sie alle aus den grossen motorischen Vorderhornzellen derselben Seite entspringen. In manchen früheren Darstellungen, ja auch in einigen neueren sehen wir einen Theil der Vorderwurzelfasern mit Bestimmtheit oder nur vermuthungsweise aus dem Vorderhorn der anderen Seite durch Vermittelung der vorderen Commissur abgeleitet. Die Golgi'schen Bilder widerlegen diese Annahme; ein solcher gekreuzter Ursprung besteht bei keinem Wirbelthier, ebensowenig wie ein Ursprung aus den Clarke'schen Säulen (Gaskell), den Hinterhörnern (Gerlach) u. s. w.

Die motorischen Vorderhornzellen, wovon einige auf Tafel II und in den Figuren 1 und 16 wiedergegeben sind, zeichnen sich vor allen anderen Zellen des Markes durch Grösse des Zellkörpers und noch mehr durch ausserordentlichen Reichthum der protoplasmatischen Verästelung aus. In der Anordnung der Aeste prägen sich gewisse Unterschiede aus, je

---

[31]) Die nachfolgende Darstellung wurde durchweg mit Berücksichtigung eigener, am Rückenmarke menschlicher Foeten mit der Golgi'schen und Weigert'schen Methode angestellter Untersuchungen entworfen. Für die Ueberlassung des entsprechenden Materials bin ich Herrn Prof. H. Fehling in Basel zu besonderem Danke verpflichtet.

nach der Thierspecies, den verschiedenen Abtheilungen des Markes, ja, namentlich beim Menschen, auch nach den einzelnen Zellgruppen desselben Querschnittes, doch kommt diesen Differenzen wenig oder keine Bedeutung zu. Im menschlichen Marke vermag man in dieser Beziehung zwei Typen zu unter-



Fig. 16. Motorische Vorderhornzelle aus dem Rückenmark eines 30 cm l. menschlichen Foetus Golgi'scher Collateralast am Nervenfortsatz.

scheiden: 1) Zellen mit nach allen Seiten hin ungefähr gleichmässig ausstrahlenden Dendriten, wobei diese mit einer Anzahl (8—10 und mehr) derber Stämmchen entspringen, die sich erst in einiger, u. zw. bei den meisten annähernd gleicher Entfernung vom Zellkörper in ihre hirschgeweihartige Verästelung aufsplittern und 2) Zellen mit mehr bilateralem Ursprung der Dendriten, so dass je ein Bündel in der Querrichtung des Vorderhorns medial oder schief nach vorn, und lateral oder schief nach hinten gerichtet ist. Auch die Grösse der motorischen Zellen ist im Verhältniss zum Rückenmarksquerschnitte nach den einzelnen Thieren grossem Wechsel unterworfen; im Allgemeinen erscheinen sie bei kleineren Species verhältnissmässig imposanter als bei grösseren. Damit hängt auch folgender Unterschied zusammen: während man bei kleineren Säugern, auch schon bei Hund, Katze, ihre Dendriten in grosser Fülle in die weisse Substanz, oft bis zur Oberfläche, hineinströmen, als „Dendritencommissur" (Cajal) die vordere Commissur büschelweise durchsetzen sieht (siehe Fig. 1), ist dies im menschlichen Marke in viel beschränkterem Maasse der Fall; die

meisten Zellen finden hier mitsammt ihrer ganzen Verästelung innerhalb der grauen Substanz Platz und nur hin und wieder gewahrt man eine Anzahl protoplasmatischer Endspitzen, dem von Goll, Golgi, v. Kölliker, Cajal u. A. beschriebenen Verhalten gemäss, in die weisse Substanz hineinragen; die vordere Commissur entbehrt in der Regel vollkommen der Dendriten. In viel ausgedehnterem Masstabe tritt uns dieses Hineingreifen der Dendriten in die weisse Substanz bei Amphibien, Reptilien, Fischen (am schönsten nach meinen Erfahrungen bei Raja) und Cyclostomen [Nansen[32]) Retzius[33])] entgegen; hier bildet die weisse Substanz deren hauptsächliches, bei manchen sogar ausschliessliches Verästlungsgebiet, wobei sie sich bei Reptilien [Cajal[34])] und Amphibien [Cl. Sala[35])] auf der Oberfläche des Markes zu einem dichten longitudinalen, das Mark wie eine Rinde umgebenden Geflecht, Cajal's perimedullarem Dendritenplexus verfilzen.

Der Nervenfortsatz entspringt direkt vom Zellkörper, oder vielleicht noch häufiger gleich in dessen Nähe von einem der protoplasmatischen Stämmchen und schwingt sich in medianwärts convexem Bogen oder auch unter Bildung eines förmlichen, an der Grenze des Vorderhorns gelegenen Winkels durch den Vorderstrang hindurch in die vordere Wurzel hinaus, um als peripherische motorische Faser an die glatte und quergestreifte Muskulatur des Körpers mit freien Endbäumchen heranzutreten, zu den sympathischen Zellen Beziehungen einzugehen und vielleicht auch als secretorische Faser an den Drüsenzellen zu endigen.

In einer Anzahl von Fällen entsendet der Nervenfortsatz in der Nähe seines Ursprungs spärliche Seitenzweigchen: motorische Collateralen, die natürlich ein grosses physiologisches Interesse beanspruchen. Golgi,[36]) ihr Entdecker, hatte sie als regelmässigen Befund gekennzeichnet, während R. y Cajal[37]) sie bisher nur in wenigen Fällen aufzufinden vermochte, und auch v. Kölliker[38]) und v. Gehuchten[39]) sie als unbeständig

[32]) Fritjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning for 1885. Bergen 1886, p. 154.

[33]) G. Retzius, Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Myxine glutinosa. Biolog. Unters., Neue Folge, Bd. II. Stockholm 1891, S. 51.

[34]) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso. La médula espinal de los reptiles. Barcelona 1891, p. 46.

[35]) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892 p. 14.

[36]) C. Golgi, Recherches sur l'histologie des Centres nerveux. Archives italiennes de Biologie. T. III. und IV., 1883.

[37]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los Mamiferos. Barcelona 1890, p. 4.

[38]) A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. Zweiter Beitrag: Das Rückenmark. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 51, 1890, S. 27.

[39]) A. van Gehuchten, La Structure des centres nerveux. La Moëlle Epinière. La Cellule. T. VI., 1891, p. 86.

hinstellen. Ich selbst vermisse sie bei Fischen, Vögeln und auch bei kleinen Säugern (mit Ausnahme eines Falles, wo beim Kaninchen die auffallend dicken Wurzelfasern des N. accessorius ansehnliche derartige Aeste erkennen liessen), finde sie hingegen als häufige Erscheinung im Rückenmark des Hundes, der Katze und des Menschen. Als constant könnte ich sie freilich auch für diese nicht vertreten und möchte vor Allem betonen, dass es sich in der Regel um spärliche (1—2, höchstens 4) und stets sehr unscheinbare Bildungen handelt. Sie entspringen, wie aus Fig. 16 und Tafel II. ersichtlich, als ausserordentlich dünne Zweigchen unweit vom Zellkörper, stets noch innerhalb der grauen Substanz, treten mit je einer kleinen Verdickung unter rechtem Winkel vom derben Nervenfortsatz ab und senken sich rückläufig zwischen die motorischen Zellen hinein, um schon nach kurzem Verlauf, einfach oder in zwei Aeste getheilt, frei zu endigen. — Wozu dienen diese Aestchen? v. Kölliker erblickt darin cellulifugal leitende Apparate, d. h. Aeste, die die von der Zelle ausgehende motorische Erregung benachbarten Zellen mittheilen würden. Von der Auffassung ausgehend, dass es sich hier gleichsam um auf den Anfangstheil des Fortsatzes herabgerückte Dendriten, um Cylindrodendriten im Sinne von Retzius handelt, scheint es mir einladender, abweichend von dieser Auffassung ihnen dieselbe Bedeutnng, wie den Cytodendriten, d. h. die Zuleitung von Reizen zur Zelle zuzuschreiben. Der Umstand, dass man sich dabei im Anfangstheil des Fortsatzes zwei nebeneinander in entgegengesetzter Richtung laufende Erregungsströme vorstellen müsste, ist meiner Ansicht nach kein Grund dagegen, um so weniger, da uns ja ein zweites Exempel eines solchen Verhaltens an den Unipolarzellen der Spinalganglien als sehr wahrscheinlich entgegentritt.

2) Spinalganglien und hintere Wurzeln. Die Darstellung der hinteren Wurzeln findet ihren natürlichen Ausgangspunkt in der Besprechung der Spinalganglien, jener kleinen, neben dem Rückenmark befindlichen Knötchen, aus deren Nervenzellen nach der schon dargelegten fundamentalen Entdeckung von His [40]) die hinteren Wurzeln als deren centrale, in das Rückenmark eindringende Fortsätze hervorgehen.

Mit Rücksicht auf diese ihre Bedeutung scheint es mir richtiger, die Spinalganglien nicht zu dem peripherischen Nervensystem, sondern noch zu dem centralen zu rechnen und das peripherische erst an deren distaler Grenze beginnen zu lassen. Eine solche Auffassung ist ja auch in der Art und Weise ihrer Entwickelung begründet. Wissen wir doch, namentlich nach den Untersuchungen von His,[41]) Bal-

[40]) W. His, Die Entwickelung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Uebersichtliche Darstellung. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. Jahrg. 1887, S. 373.

[41]) W. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig, 1868, S. 78 etc. — Derselbe: Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1879, S. 455.

four [12]) und Beard, [13]) deren an Thieren gewonnene Ergebnisse in jüngster Zeit von mir [14]) auch am menschlichen Embryo von 13 Somitenpaaren (14—16 Tage) bestätigt werden konnten, dass die Sp. G. bei allen Vertebraten aus einem ungegliederten ektodermalen Zellenstreifen hervorgehen, der sich in der ersten Anlage ohne scharfe Grenze beiderseits an die Medullarplatte anschliesst (Ganglienstrang), im Stadium der Medullarrinne gerade die vorspringende Firste der Medullarfalten in Anspruch nimmt, bei der Medullarabschnürung vorübergehend mit dem der anderen Seite zu einem einheitlichen medianen Strang vereinigt und als Schlussstück in das Medullarrohr aufgenommen wird oder auch bei manchen (wie z. B. beim Axolotl) als selbstständiger „Zwischenstrang" eine Weile zwischen Deckplatte des Medullarrohres und Ektoderm eine freie Lage einnimmt, um aber stets durch allmählige Herauswanderung seiner Elemente (Ganglioblasten) sich zu beiden Seiten des Medullarrohres zu nunmehr segmentalen Zellgruppen, den Ganglienanlagen, anzuordnen. Daraus treten noch die mit überraschendem activem Wanderungsvermögen ausgerüsteten Stammzellen des Sympathicus hervor (Balfour, His); der sich mittlerweile durch reichliche Theilungsvorgänge zu einer ansehnlichen Anhäufung vermehrende Rest bildet die Spinalganglien.

Schon während des Vorganges ihres Herabgleitens am Medullarrohr nehmen die Ganglioblasten eine Spindelform an. Diese Form wird aber in der Folge noch ausgesprochener, indem sie, unten angelangt, sich nach einer Weile noch mehr in die Länge strecken und ihre beiden zugespitzten Enden zu je einer Nervenfaser auswachsen lassen, wovon die centrale, wie das schon früher beschrieben wurde, als Hinterwurzelfaser in die dorsale Partie des Markes unter Bildung des „primären Hinterstranges" oder „ovalen Bündels" von His hineinwächst, die andere als peripherische sensible Faser den Körper in mannigfaltiger Weise durchzieht, um sich an den sensibeln Endbezirken zu vertheilen. Die Entwickelung dieser Fasern ist eine sehr frühzeitige, beim Hühnchen findet man schon am 3. Tage der Bebrütung eine Anzahl sensibler Elemente, sowohl centripetaler wie centrifugaler, angelegt, und der schon von Kupffer [1847] [15]) aufgestellte, seitdem vielfach wiederholte Satz, wonach die vorderen Wurzeln in ihrer Entwickelung den hinteren zeitlich vorausgehen sollen, ist dahin zu beschränken, dass die vorderen als compactes Bündel allerdings vor den hinteren in die Erscheinung treten, welch letztere sich erst all-

[12]) F. M. Balfour, On the Development of Spinal Nerves in Elasmobranch Fishes. Philosophical Transactions, 1876, p. 175.

[13]) J. Beard, The Development of the Peripheral Nervous System of Vertebrates. Quart. Journ. of Microsc. Science 1889, Vol. 29, p. 153.

[14]) M. v. Lenhossék, Die Entwickelung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1891, S. 1.

[15]) F. Bidder und C. Kupffer, Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. Leipzig, 1857, S. 107.

mählig zu einem schon mit den gewöhnlichen Färbungen nachweisbaren Strange vermehren, dass aber die ersten sensibeln Fasern wohl gleichzeitig mit den ersten motorischen auftauchen.

In der Embryonalperiode weisen die Nervenzellen der Spinalganglien bei allen Wirbelthieren die geschilderte spindelförmig-bipolare Beschaffenheit auf (His, Cajal, E. Müller, Retzius, Lenhossék). So findet man sie bei den Embryonen sämmtlicher Vertebraten incl. Mensch. Sie erscheinen, wie es die dem Hühnchen entnommene Figur 17 zeigt, einfach in den Verlauf der das Ganglion meridianartig durchsetzenden sensibeln Fasern eingeschaltet.




Fig. 17. Spinalganglion eines 7tägig. Hühnchens; a = Ganglion auf dem Längsschnitt mit bipolaren Nervenzellen; b = hintere Wurzel; c = Rückenmark; d = vordere Wurzel; e = ventraler, f = dorsaler Ast des Spinalnerven.

In der Classe der Fische verharrt nun die Mehrzahl der fraglichen Zellen zeitlebens auf dieser bipolaren Stufe. Die vorherrschende Form ist hier, wie dies Robin,[46]) R. Wagner[47]) und Bidder[48]) im Jahre 1847 gleichzeitig und unabhängig von einander erkannt hatten, die „oppositipole" (dieses bezeichnende Wort stammt von Courvoisier, Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV., 1868, S. 125). Die beiden Fortsätze, von denen der centrale oft schwächer ist [Key und Retzius[49]) 1876 beim Neunauge] belegen sich in einiger Entfernung vom Zellkörper mit einer dicken Markscheide, die sich manchmal als zarter Ueberzug auch über die Zelle ausbreitet (Retzius) und darüber noch mit Schwann'scher und Henle'scher Scheide als Fortsetzungen der die Zelle umhüllenden bindegewebigen Kapsel.

Allein schon bei Fischen hat man ausser dieser typischen bipolaren Form hin und wieder Zellen beobachten können, an denen sich gegenüber jenem ursprünglichen oppositipolen Verhalten eine Veränderung eingeleitet hat, indem die beiden Fortsätze offenbar durch einseitige Zunahme und Umlagerung des Zellprotoplasmas näher zu einander, auf dieselbe Seite des Zellkörpers gerückt erschienen, so dass die Zelle nun aus einer oppositipolen zu einer geminipolen wurde, ja sogar Formen, wo durch Steigerung dieses Vorganges die beiden Ausläufer mit ihren Anfangsstücken vollkommen zu einer einheitlichen Faser

---

[46]) Ch. Robin, Procès-verbaux de la société philomatique de Paris, séance du 13. février 1847.

[47]) R. Wagner, Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Struktur der Ganglien. Suppl. zu d. Icones physiologicae. Leipzig, 1847.

[48]) F. Bidder, Zur Lehre von dem Verhältniss der Ganglienkörper zu den Nervenfasern. Leipzig, 1847.

[49]) A. Key und G. Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. II. Hälfte. Stockholm, 1876, S. 43.

mit einander verschmolzen waren, und so aus den Bipolarzellen Unipolarzellen mit in einiger Entfernung von der Zelle T-förmig getheiltem Fortsatz entstanden waren. Der erste Nachweis solcher Formen wurde von Freud[50]) beim Neunauge erbracht, Retzius[51]) beschrieb solche unlängst bei Myxine, ich selbst[52]) unlängst bei dem Pristiurusembryo. Ich setze hinzu, dass ich in jüngster Zeit in den Ganglien der Hirnnerven von Knochenfischen gleichfalls zahlreiche derartige Formen auffinden konnte.

Was in den Spinalganglien der Fische immerhin nur als sporadische Erscheinung auftritt, dieser Vorgang der „Unipolarisation", wie man ihn nennen könnte, vollzieht sich von den Amphibien herauf in den Ganglien der höheren Wirbelthiere mit der Gesetzmässigkeit eines Structurprincips an allen Zellen. Nach und nach vereinigen sich überall die Anfangsstrecken der beiden Ausläufer zu einem einheitlichen Zellenstiel, wodurch sich schliesslich sämmtliche Zellen zu „unipolaren" umgestalten. Der Vorgang gehört verhältnissmässig späten Stadien an — so finde ich z. B. bei dem 1,5 Ctm. l., also schon ziemlich vorgeschrittenen Rattenembryo noch sämmtliche Zellen bipolar — und vollzieht sich nicht zur selben Zeit an allen, vielmehr vermag man an gelungenen Golgi'schen Praeparaten aus der entsprechenden Periode am Durchschnitte desselben Ganglions alle Etappen des Vorganges nebeneinander aufzufinden, wie das die schöne, in Fig. 19 wiedergegebene Zeichnung Cajal's erkennen lässt. Sämmtliche Uebergangsstufen von den Zellen mit extremer Stellung der Fortsätze zu den unipolaren Formen, alle Stadien also, die bei dem Fische als dauernde Formen festgehalten werden, treten uns an diesem Bilde als Uebergangsstadien entgegen.




Fig. 18. Spinalganglion der neugeborenen Maus mit Unipolarzellen und Ranvier'scher Theilung des Fortsatzes; a = Spinalganglion; b = Rückenmark; c = hintere, d = vordere Wurzel.

Auch von den Ganglien der Hirnnerven geht an den-

[50]) S. Freud, Ueber Spinalganglien und Rückenmark des Petromyzon. Wiener akad. Sitzungsberichte, 1878, Bd. 78. Abth. 3. S. 81.

[51]) G. Retzius, Ueber die Ganglienzellen der Cerebrospinalganglien und über subcutane Ganglienzellen bei Myxine glutinosa. Biol. Unters., Neue Folge I., Stockholm, S. 97.

[52]) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristurusembryonen. Anat. Anz., Jahrg. VII., 1892, S. 519.

jenigen, die Spinalganglien entsprechen, die Unipolarisation vor sich, so an dem Gangl. Gasseri, Ggl. geniculi des Facialis, Ggl. jugulare und Ggl. petrosum glossopharyngei und Ggl. jugulare und plexus nodosus vagi [Retzius[53]), van Gehuchten[54])].

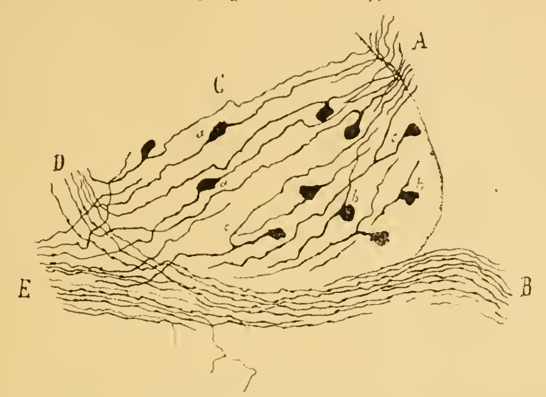



Fig. 19. Aus dem Spinalganglion eines 15tägigen Hühnchens. Umwandlungsstadien der ursprünglich bipolaren Nervenzellen in unipolare. A = hintere, B = vordere Wurzel; C = Spinalganglion; D = dorsaler, E = ventraler Ast des Spinalnerven; a = bipolare Zellformen; b = Uebergangsformen; c = Unipolarzellen mit Ranvier'scher Theilung. Nach R. y Cajal (Pequeñas contribuciones . . . . . . . Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos. Barcelona 1891, Fig. 3, pag. 11).

Eine einzige Stelle ist uns bekannt, wo merkwürdiger Weise der primitive bipolare Zustand dauernd bestehen bleibt. Es ist dies das Ganglion acustici. Sowohl das Ganglion spirale cochleae wie die Intumescentia Scarpae erscheinen bei allen Vertebraten mit Einschluss des Menschen zeitlebens durch bipolare u. zw. regelrechte oppositipole Elemente gebildet.

Aus der Kenntniss dieser Thatsachen wird man also leicht den Schluss ableiten können, dass die unipolaren Zellen der höheren Wirbelthiere im Grunde genommen auch nichts anderes als bipolare seien, mithin also zwischen den Fischen und übrigen Vertebraten in dieser Hinsicht kein wesentlicher, sondern nur ein scheinbarer Unterschied bestehe.

In historischer Beziehung sei erwähnt, dass die Unipolarität jener Zellen zuerst von Kölliker im Jahre 1844[55]) in bestimmter Weise erkannt und dass das zweite für die Entwickelung unserer einschlägigen Kenntnisse wichtigste Factum: die Theilung des Fortsatzes in einiger Entfernung von der Zelle, von Ranvier 1875[56]) beim Kaninchen beschrieben wurde (Tubes en T), nachdem allerdings schon von früheren Autoren,

---

[53]) G. Retzius, Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1880, S. 385.

[54]) A. van Gehuchten, Les Cellules nerveuses du Sympathique chez quelques Mammiféres et chez l'Homme. La Cellule, Tome VIII. 1892, p. 87.

[55]) A. Kölliker, Die Selbstständigkeit und Unabhängigkeit des sympathischen Nervensystems. Zürich 1844, S. 21.

[56]) L. Ranvier, Des tubes nerveux en T et de leur relations avec les cellules ganglionnaires. Comptes rendus, Tome 81, 1875, p. 1274.

wie Stannius, R. Wagner, Küttner und Schramm fragmentarische Beobachtungen nach dieser Seite hin beigebracht worden sind. Freilich hatte Ranvier die Verhältnisse nicht sofort in ihrer richtigen Bedeutung erfasst, indem er in seiner ersten Mittheilung in den von ihm entdeckten Tubes en T nicht sowohl eine Theilung des Fortsatzes, als vielmehr eine „Verbindung" desselben mit einer sensibeln Faser erblicken zu sollen glaubte. Die dem Sachverhalte entsprechenden Anschauungen kamen erst durch die Arbeiten Freud's, Retzius' und meine eigenen [57]) zur vollen Geltung. Auch Ranvier hatte im Jahre 1882 [58]) die „Theilung" anerkannt.

In Betreff der Ursachen, die für die geschilderte Unipolarisation massgebend sind, ist es namentlich nach den Erfahrungen, die ich neuerdings an Selachiern zu machen in der Lage war [59]) und auf die ich hier nicht näher eintreten möchte, unzweifelhaft, dass sie ausschliesslich in topographischen Momenten, in der Art und Weise der räumlichen Gruppirung der Nervenzellen und Fasern liegen, dass dem Verhalten somit nach keiner Richtung hin eine fundamentale, principielle Bedeutung zukommt. Für die höheren Vertebraten erklärt sich der Vorgang einfach aus dem Umstande, dass die ursprünglich gleichmässig durch das ganze Ganglion vertheilten Zellen sich im Laufe der Entwickelung mehr und mehr mantelartig in dessen peripherische Theile verlagern, während die sensibeln Fasern unter Bildung eines axialen Bündels in dessen Mitte zusammentreten. Beistehende Schemata (Fig. 20) legen es uns nahe, wie damit nothwendigerweise jene Umwandlung der Zellen einhergehen muss.

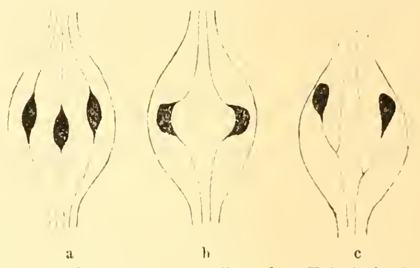


Fig. 20. Schemata zur Darstellung der „Unipolarisation" der Spinalganglienzellen in Folge der axial-peripherischen Gruppirung der Elemente. a. = Stadium mit bipolaren Zellen; b. = mit Uebergangsformen; c. = mit Unipolarzellen.

Untersuchen wir also die Spinalganglien eines erwachsenen höheren Vertebraten oder schon des Frosches mit passenden Isolirungs-, Zerzupfungs- und Färbungsmethoden, so finden wir darin ausser dem interstitiellen Bindegewebe, ausser Blutgefässen und Nervenfasern zahlreiche Nervenzellen verschiedener Grösse, die alle unipolar sind. Sog. „Apolarzellen" giebt es nicht. Der Fortsatz, der als regelrechter einheitlicher Axencylinder aus der Zelle hervortritt, lässt auch nicht den geringsten Hinweis auf seine Entstehung aus zwei verschiedenen

[57]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 26, 1886, S. 370.

[58]) L. Ranvier, Sur les ganglions cérébro-spinaux. Comptes rendus. 1882, p. 1167.

[59]) M. v. Lenhossék, Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anat. Anz. Jahrg. VII, 1892, S. 519.

Fasern wahrnehmen; er empfängt in der Nähe der Zelle eine erst dünne, dann allmählig stärker werdende Markumhüllung, sowie auch eine Schwann'sche Scheide, und wird somit zu einer vollkommenen Nervenfaser. Auch eine Henle'sche Scheide tritt hinzu, und zwar stellt sie nach meinem von Daae[60]) und E. Müller[61]) bestätigten Befunde die Fortsetzung der den Zellkörper einhüllenden bindegewebigen Kapsel dar, die früher auf die Schwann'sche Scheide des Fortsatzes bezogen wurde. Das ungetheilte Stück des Fortsatzes ist verschieden lang; an dem längeren lässt die Markscheide oft zwischen Zelle und Theilung eine oder auch zwei Ranvier'sche Einschnürungen erkennen. Auch die Theilungsstelle erfolgt im Niveau einer solchen. Der Axencylinder tritt aus der Markscheide nackt zu Tage und spaltet sich bald Y-förmig in zwei divergirende Aeste, deren Durchmesser zusammengenommen demjenigen des sich theilenden gleichkommen (Lenhossék), und die sofort unter Aufnahme eines Myelinmantels bogenförmig in entgegengesetzter Richtung, central und peripherisch, auseinanderlenken. Der centrale Theilungsast erscheint sehr oft schwächer als der peripherische, was wohl zuerst von Key und Retzius beim Neunauge (hier handelte es sich natürlich um den centralen Fortsatz), dann von mir und auch neuerdings von Cl. Sala beim Frosch, von Cajal beim Hühnchen und der Maus nachgewiesen wurde. Hierzu kann ich auf Grund neuester Untersuchungen Kaninchen, Ratte, Raja und Pristiurusembryo hinzufügen. Die untergeordnetere Rolle der centripetalen Faser kommt auch dadurch zum Ausdrucke, dass während die peripherische vielfach (s. Fig. 18) fast in der geraden Fortsetzung des in der Regel etwas peripherisch geneigten Zellfortsatzes zu liegen scheint, die centrale sich davon rechtwinkelig gleichsam als Nebenast abzweigt.

Die ungleichen Kaliberverhältnisse der beiden Theilungsäste bestimmten Retzius[62]) zu folgendem, allerdings nur vermuthungsweise ausgesprochenen Vergleich: Retzius stellt die Spinalganglienzellen mit den, wie S. 632 dargestellt, vorwiegend unipolaren Nervenzellen im Bauchstrang der Wirbellosen in eine Linie und fasst deren peripherischen Theilungsast mitsammt dem Ausläufer als den eigentlichen Stammfortsatz der Zelle, den centralen als einen Nebenfortsatz auf. Darnach wäre also die Spinalganglienzelle nicht nur scheinbar, sondern thatsächlich unipolar mit peripherisch verlaufendem Nervenfortsatz; dieser würde unweit von der Zelle einen Nebenast abgeben, der als Hinterwurzelfaser in das Rückenmark eindränge, um darin ein freiverzweigtes Ende zu finden. — Meine Auffassung weicht von derjenigen des berühmten schwedischen

---

[60]) H. Daae, Zur Kenntniss der Spinalganglienzellen beim Säugethier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXI., 1888, S. 227.

[61]) Erik Müller, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Separatabdr. aus d. Nord. med. Archiv. Bd. XXIII., 1891, No. 26, S. 45.

[62]) G. Retzius, Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen. Biol. Unters. Neue Folge, I. Stockholm 1890.

Histologen grundsätzlich ab. Es sind hier, meiner Ansicht nach, zwei verschiedene Gesichtspunkte zu berücksichtigen: anatomisch tritt der centrale Ast gegenüber dem peripherischen allerdings häufig — wenn auch bei Weitem nicht constant — etwas zurück, morphologisch betrachtet hingegen glaube ich gerade in ihm den ursprünglicheren Fortsatz der Zelle, in dem peripherischen den secundären erblicken zu sollen, und das mit Rücksicht auf die Verhältnisse, wie sie nach meinen[63]) von Retzius[64]) selbst bestätigten Befunden bei Lumbricus und vielleicht auch bei anderen Wirbellosen bestehen.

Bei Lumbricus findet man nämlich die den Spinalganglienzellen der Wirbelthiere entsprechenden sensibeln Elemente nicht als besondere Ganglien im Inneren des Körpers angehäuft, sondern in grosser Anzahl als echte Sinnesnervenzellen in die Epidermis eingeschaltet. Hierin prägt sich nun ohne Frage

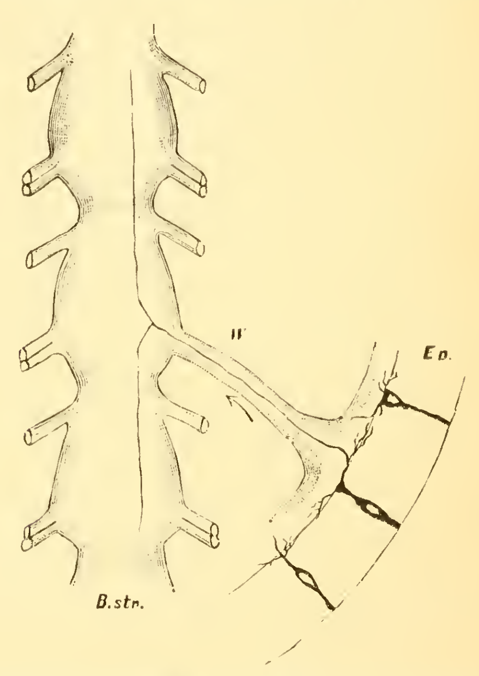



Fig. 21. Die sensiblen Nerven des Regenwurms, halbschematisch. Ep = Epidermis (Hypodermis aut.) mit sensibeln Sinnesnervenzellen; W = Nervenwurzel; B. str. = Bauchstrang mit Bifurcation und Endigung der sensibeln Fasern.

ein primitiver Zustand aus, denn da das gesammte Nervensystem, das sensible wie das motorische, onto- und phylogenetisch eine Bildung des äusseren Keimblattes, des Integuments, darstellt.

[63]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 30, 1892, S. 102.

[64]) G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biol. Untersuchungen. Neue Folge III. Stockholm, 1892, S. 1.

wird sich der Bau des Nervensystems, je mehr diese Beziehung auch in der definitiven Einrichtung gewahrt ist, desto mehr dem Urzustande nähern. Somit dürfen wir die hier vorhandene unipolare Form der sensibeln Nervenzellen als die ursprünglichere, den einzig vorhandenen centralen Fortsatz als den primären auffassen. Letzterer entspricht aber unzweifelhaft dem centripetalen Fortsatz oder dem centralen Theilungsast der Spinalganglienzelle; seine Analogie damit ist auch in seinem weiteren Verhalten eine überraschende, wie jener, strebt er bei Lumbricus unverästelt als einheitliche Faser nach dem Marke (dem Bauchstrange) hin, dringt in dieses ein und zerfällt darin sogar in ähnlicher Weise, wie das bei den sensibeln Fasern der Vertebraten der Fall ist, Y-förmig in einen auf- und absteigenden Ast, um nach kürzerem oder längerem longitudinalen Verlauf frei zu endigen. Diese Verhältnisse sind in der halbschematisch gehaltenen Fig. 21 vergegenwärtigt. Erst wenn auf einer höheren Lebensstufe die sensible Zelle ihre endständige Lage aufgiebt und in die Tiefe rückt, wird sich an ihr als secundäre Bildung ein peripherischer Fortsatz anlegen müssen, um die Beziehungen zur empfindenden Oberfläche des Körpers, die vorhin der Zellkörper selbst besorgt hatte, zu vermitteln.

Die Frage nach der Bedeutung der Spinalganglienzellen kann nach drei Richtungen hin ins Auge gefasst werden. Ueber allen Zweifel erhaben ist ihre hervorragende histogenetische Rolle; sie stellen die Elemente dar, woraus die hinteren Wurzeln sammt ihren intramedullaren Fortsetzungen, sowie auch die peripherischen sensibeln Nervenfasern hervorspriessen. Eine zweite, ihrem Wesen nach unserem Verständniss schon weniger zugängliche Thätigkeit lässt sich aus den Beobachtungen ableiten, die zur Annahme eines trophischen Einflusses jener Nervenzellen auf die aus ihnen embryologisch hervorgehenden Fasern in ihrem ganzen Verlauf geführt haben. Nach Waller's[65]) vielfach [in letzter Zeit wieder durch Vejas,[66]) Joseph,[67]) Singer und Münzer[68])] bestätigter Entdeckung weiss man es, dass die experimentelle Durchschneidung der hinteren Wurzeln zwischen Ganglion und Mark stets eine Degeneration des centralen Stumpfes bewirkt, welcher Befund durch die Untersuchungen Türck's und vieler Anderer über die secundären Degenerationen des Markes noch dahin erweitert werden konnte, dass die Entartung der von ihren Ursprungszellen abgetrennten Nervenfasern sich auch auf deren intramedullare Fortsetzungen erstreckt. Ebenso ist es eine ausserordentlich häufig

---

[65]) Waller, Sur la reproduction des nerfs et sur la structure et les fonctions des ganglions spinaux. Müllers Archiv, 1852.

[66]) P. Vejas, Exper. Beitr. zur Kenntniss der Verbindungsbahnen des Kleinhirns u. s. w. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 16. 1885. S. 200.

[67]) M. Joseph, Zur Physiologie der Spinalganglien. Archiv f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., Jahrg. 1887, S. 296.

[68]) Singer u. Münzer, Beitrag zur Anatomie des Centralnervensystems, insbesondere des Rückenmarkes. Abhandl. d. mathem.-naturw. Klasse d. k. und k. Akad. d. Wissensch. Wien 1890.

wiederholte Beobachtung, dass Durchtrennung der peripherischen sensibeln Nerven gleichfalls zum Untergang der peripherisch von der Durchschnittsstelle gelegenen Nervenfasern führt, während die Elemente des centralen Stumpfes ihre Integrität und Reizbarkeit beibehalten. Dies beweist also, dass für die normale Thätigkeit und den normalen anatomischen Bestand der sensibeln Fasern ihre Verbindung mit der Spinalganglienzelle eine Conditio sine qua non ist, wobei freilich die Art und Weise dieser Abhängigkeit unverstanden bleibt, denn das Wort „trophische Function" begreift wohl noch keine Erklärung dafür.

Während aber die Bedeutsamkeit der Spinalganglienzelle nach diesen beiden Seiten hin feststeht, lässt sich das nicht sagen in Betreff der Rolle, die ihr in der Leitung und Perception von Empfindungsreizen beigelegt werden soll: es ist noch durchaus fraglich, ob der Reiz schon darin zum Bewusstsein gelangt oder irgendwie fördernd beeinflusst wird, oder ob die Zelle dem Erregungsstrome blos als indifferente oder gar durch seine Masse die Leitungswiderstände vermehrende Durchgangsstation dient. Steht man auf dem Standpunkte der Negation in dieser Beziehung, so könnte man darin für die Unipolarzellen der höheren Wirbelthiere noch weiter gehen durch die Hypothese, dass der Innervationsstrom die Zelle gar nicht berühre, sondern an der Ranvier'schen Theilungsstelle vom peripherischen Theilungsast, ohne in den Zellfortsatz einzulenken, gleich in den centralen einmünde, um so unter Umgehung der Zelle auf dem kürzesten Wege dem Centralorgan zugeführt zu werden. Die Frage entzieht sich natürlich jeder bestimmten Entscheidung, indess möchten wir angesichts der hohen physiologischen Rolle, die man mit Recht den Nervenzellen anderer Localitäten zutheilt, auch hier mit einiger Wahrscheinlichkeit für deren Betheiligung an dem Vorgange der Empfindung oder wenigstens Empfindungsleitung eintreten, wobei gleich bemerkt sein mag, dass dabei dem Zellfortsatz eine gleichzeitig doppelte Leitungsrichtung: cellulipetal und -fugal zugeschrieben werden müsste.

Schliesslich seien hier zwei hochinteressante Befunde registrirt, wovon wir den ersten R. y Cajal[69]) verdanken. Cajal wies in den Spinalganglien der Maus einen neuen Bestandtheil nach: sympathische Fasern, die wahrscheinlich auf dem Wege des R. communicans aus den Nervenzellen des Grenzstranges herstammen. Er beschreibt und zeichnet sie als zarte, wellig-zackige Fasern, die einer Markscheide entbehren und in den Spinalganglien in der Weise endigen, dass sie sich um deren Zellen herum und zwar innerhalb der bindegewebigen Kapsel in Gestalt eines pericellulären Geflechtes verzweigen. Schon vor Cajal hatte Ehrlich[70]) dieses Geflecht

---

[69]) S. R. y Cajal, Pequenas comunicaciones anatómicas. Sobre la existencia de terminaciones nerviosas pericelulares en los ganglios nerviosos raquidianos. Barcelona, 1890.

[70]) P. Ehrlich, Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1886, No. 4.

an den Spinalganglienzellen des Frosches mit Methylenblau darzustellen vermocht und es mit vollem Rechte als ähnliche, nur weit einfacher gebaute Oberflächenendigung gekennzeichnet, wie sie als Arnold'sches Netz [entdeckt von Arnold[71]) 1865] an den Nervenzellen des Sympathicus mit derselben Methode so schön zur Darstellung gelangt. Auch in dem Arnold'schen Geflecht handelt es sich um die Endverästelung eines von einer anderen Zelle her als Spiralfaser an die sympathische Zelle herantretenden Axencylinders. Bei der fragmentarischen Natur unserer Kenntnisse über das in Rede stehende Structurverhältniss der Spinalganglien wäre es wohl noch verfrüht, umfassende physiologische Schlüsse darauf zu bauen; soviel wird man aber wohl vertreten dürfen, dass die Einrichtung dazu berufen ist, Beziehungen zwischen Spinalganglienzellen und sympathischen Zellen herzustellen.

Physiologisch noch gleichfalls nicht völlig verstanden ist ein zweiter, von mir[72]) und Cajal[73]) fast gleichzeitig veröffentlichter Befund. Schon früher hatte man mehrfach in den Ganglien sogen. „durchtretende Nervenfasern" angenommen, d. h. Fasern, die vom Rückenmark herkommend durch die Ganglien hindurchziehen, ohne zu deren Zellen in Beziehungen zu treten, indess handelte es sich dabei angesichts der unzureichenden Untersuchungsverfahren wohl nicht um einwurfsfreie Beobachtungen. Positiv sind solche Fasern erst von Freud (a. a. O.) beim Neunauge, dann von Cajal[74]) und mir beim Hühnchen und unlängst auch (a. a. O.) von mir beim Pristiurus nachgewiesen worden. Cajal vermochte diese Fasern, die sich von den gewöhnlichen sensibeln Elementen durch etwas stärkeres Caliber unterscheiden, nach ihrem Eintritt in das Rückenmark ungetheilt bis an die Grenze der Vorderhörner zu verfolgen, ohne aber über deren Endigung oder Ursprung ins Klare kommen zu können. Dies gelang erst mir durch den beim 5tägigen Hühnchen erbrachten Nachweis, dass es sich um den Nervenfortsatz von Vorderhornzellen handelt, die sich in ihrem Aussehen genau an die daselbst befindlichen grossen motorischen Zellen anschliessen, eine Beobachtung, die bald auch durch Cajal unterstützt werden konnte. Ihr Fortsatz zieht sagittal nach hinten, um im Niveau des „primären Hinterstranges" angelangt, plötzlich in die hintere Wurzel einzubiegen. Man darf also behaupten, dass bei jungen Hühnerembryonen

---

[71]) J. Arnold, Ueber die feineren histologischen Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. Virchow's Archiv. Bd. 32. 1865.

[72]) M. v. Lenhossék, Ueber Nervenfasern in den hinteren Wurzeln, welche aus dem Vorderhorn entspringen. Anat. Anzeiger Jahrg. V., 1890, S. 360.

[73]) S. Ramón y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anzeiger Jahrg. V., 1890, S. 613.

[74]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. Anat. Anz. Jahrg. V., 1890. S. 85, Fig. 3.

die hinteren Wurzeln ausser den gewöhnlichen centripetalen Fasern noch in beschränkter Zahl centrifugale, aus den Vorderhörnern des Rückenmarkes entspringende Elemente führen. Für das physiologische Verständniss dieser Fasern liegt kein anderer Anhaltspunkt vor, als die vollkommene Gleichartigkeit ihrer Ursprungszellen in Lage und Aussehen mit den „motorischen“ Zellen der Vorderhörner, woraus man vielleicht auf gleiche Function schliessen, d. h. in den fraglichen Fasern mit Cajal gleichfalls motorische Elemente erblicken darf. Einer umfassenderen Verallgemeinerung des Befundes steht noch dessen Isolirtheit im Wege, indem bisher derartige motorische Hinterwurzelfasern ausser beim Hühnchen bei keinem anderen Thier aufgefunden werden konnten. Indirekte Beweise für deren Existenz bei Säugern enthalten allerdings die (freilich von Singer und Münzer angezweitelten) Erfahrungen Joseph's bei Durchschneidungsversuchen der hinteren Wurzeln an der Katze. Joseph fand eine Anzahl von Nervenfasern im centralen Stumpf von der sich bei allen übrigen einstellenden Waller'schen Degeneration stets verschont, und verlegt daher das „trophische Centrum“ für diese intacten Elemente, d. h. deren Ursprungszellen in das Rückenmark.

Verlauf der sensibeln Fasern im Rückenmark. Unsere Kenntnisse über das Verhalten der sensibeln Fasern im Rückenmarke haben in den letzten Jahren wesentliche Bereicherungen erfahren, die namentlich von Golgi, Nansen, Cajal und v. Kölliker ausgegangen sind. Bahnbrechend wirkte vor allem der durch Golgi[75]) geführte Nachweis, dass die Fasern der hinteren Wurzeln nicht, wie es bis dahin vielfach angenommen wurde, sich im Marke mit Nervenzellen in Verbindung setzen, sondern dass sie sich alle unter Aufsplitterung in das „allgemeine Nervennetz“ oder, wie wir uns heute ausdrücken, in den „Nervenfilz“ der grauen Substanz einsenken. Von gleicher Wichtigkeit waren dann die zuerst in spanischer, dann in französischer Sprache veröffentlichten Beobachtungen Cajal's,[76]) worunter u. A. die zwei folgenden interessanten Thatsachen zur allgemeinen Kenntniss gebracht werden:

1. Die Fasern der hinteren Wurzeln dringen nach dem Eintritt in das Mark nicht sofort in die graue Substanz ein, wie man es bis dahin geglaubt hatte, sondern theilen sich zunächst Y-förmig in zwei Endäste, einen auf- und absteigenden, die in den Hintersträngen longitudinal verlaufen. Die Hinterstränge setzen sich zum grossen Theile aus diesen Längsfortsetzungen der hinteren Wurzeln zusammen.

---

[75]) Golgi hat seine sämmtlichen, auf das Rückenmark bezüglichen Arbeiten unter dem Titel: „Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes“ im V. Jahrgang (1890) des Anatomischen Anzeigers, S. 372, gesammelt erscheinen lassen.

[76]) S. Ramón y Cajal, Contribucion al Estudio de la Estructura de la Médula Espinal. Revista trimestral de Histologia Normal y Patologia. Ano 1., 1889, No. 3 y 4. — Derselbe: Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moelle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 85.

2. Während ihres Verlaufs geben die beiden Längsfasern von Stelle zu Stelle rechtwinkelig zartere Seitenzweige: Collateralen an die graue Substanz ab, die darin unter Umspinnung der Nervenzellen mit freien Endbäumchen auslaufen. Auch der Stamm der sensibeln Fasern lässt, zwischen Eintritt und Theilungsstelle, 1—3 solche Fibrillen aus sich hervorgehen.

Dem Grundsatze suum cuique gemäss glaube ich es nicht unterlassen zu dürfen, auf gewisse Anhaltspunkte hinzuweisen, die für beide von Cajal beschriebenen Thatsachen, allerdings in weniger umfassender und präciser Gestalt, schon von anderer Seite vor dem spanischen Forscher gegeben worden sind. So finden wir die Bifurcation schon 1886 in Nansen's Werk[77]) für Myxine beschrieben und abgebildet, und dass Golgi die Collateralen schon vom Jahre 1880 an gesehen hat, geht, wie es auch Cajal nachträglich zugab,[78]) aus mehreren Stellen seiner in jenem Jahre erschienenen Abhandlung[79]) unverkennbar hervor. Wenn trotzdem die beiden fundamentalen Thatsachen vorwiegend mit Cajal's Namen verknüpft werden, so ist das darin genügend begründet, dass Cajal die fragmentarischen Andeutungen der beiden anderen Forscher, von deren Angaben er übrigens keine Kenntniss hatte, durch erschöpfende und genaue Mittheilungen ersetzt und die ermittelten Structurverhältnisse in ihrem für alle Wirbelthiere allgemeinen Vorkommen und ihrer Wichtigkeit nach der physiologischen Seite hin in umständlichen Erörterungen beleuchtet hat.

Cajal's Befunde fanden bald eine mächtige Stütze in der Auktorität Kölliker's (a. a. O.), welcher die von dem spanischen Forscher mitgetheilten Thatsachen bei mehreren Säugern bestätigen und durch wichtige Zusätze erweitern konnte. Bald wurden auch für Reptilien [Cajal][80]) und Amphibien [Pedro Ramón,[81]) Cl. Sala,[82]) Sclavunos[83])] die gleichen Verhältnisse ermittelt, ja überraschender Weise konnte ich unlängst sogar bei dem Regenwurm die Bifuration der sensibeln Fasern im Bauchstrang in genau derselben Form, wie sie bei den Vertebraten besteht, nachweisen und hatte die Befriedigung,

---

[77]) Fritjof Nansen, The Structure and Combination of the Histological Elements etc. P. 158, Fig. 111.

[78]) S. Ramón y Cajal, Répouse à Mr. Golgi à propos des fibrilles collaterales de la moëlle epinière. Anat. Anzeiger, Jahrg. V., 1890, S. 579.

[79]) Vergl. C. Golgi: Studi Istologici sul Midollo Spinale. Archivio Italiano per le Malattie nervose. Anno 18, 1881.

[80]) S. Ramón y Cajal, Pequenas contribuciones ..... La médula espinal de los reptilos. Barcelona 1891.

[81]) P. Ramón, Las fibras colateralas de la sustancia blanca en la médula de las larvas de batracio. Gacet. sanit. de Barcelona, 1890.

[82]) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona 1892.

[83]) G. L. Sclavunos, Beiträge zur feineren Anatomie des Rückenmarkes der Amphibien. Festschrift für A. v. Kölliker, 1892.

meine Befunde in allen thatsächlichen Punkten bald auch durch Retzius constatirt zu sehen.[84])

Die Cajal'sche Bifurcation lässt sich am vortheilhaftesten an sagittalen Längsschnitten des Rückenmarkes von Hühnerembryonen studiren. Die Gestalt, die sie darbietet, ist keine T-, sondern eine ausgesprochen Y-förmige, indem die beiden Theilungsäste nicht sofort die Längsrichtung einschlagen, sondern zunächst bogenförmig oder winkelig schief auseinanderweichen, um erst allmählig in die senkrechte Richtung einzulenken. Da die Theilungswinkel bei allen ungefähr dieselben sind (150—160° nach Kölliker), so gewähren auf Längsschnitten die sich bündelweise gabelnden Hinterwurzelfasern, wie dies namentlich v. Kölliker betont, eine sehr hübsche, regelmässige Anordnung. Die Theilungsstelle lässt in der Regel eine kleine Verdickung erkennen, in der man vielleicht die von Ranvier[85]) entdeckte, der Einschnürungsstelle eigenthümliche „konische Anschwellung" des Axencylinders erblicken darf, indem die Theilung nach Cajal's Zeugniss in derselben Weise, wie es bei der Fasertheilung in den Spinalganglien der Fall ist, im Niveau einer Ranvier'schen Einschnürung erfolgt.

Bei Säugern, wovon sich hierzu aus evidenten Gründen vornehmlich die kleinen Species (und zwar Foeten oder neugeborene Thiere) eignen, präsentirt sich die Theilung unter genau demselben Bilde. · Im Einzelnen liegen hier die Verhältnisse folgendermassen. Bekanntlich senken sich die sensibeln Wurzeln schief von der Seite her in das Rückenmark hinein. Gleich nach ihrem Eintritt sieht man sie nun in der Querebene des Rückenmarkes „kelchartig" auseinanderweichen, was zur Aufstellung besonderer „Portionen" geführt hat, wovon man am passendsten zwei unterscheiden kann, eine laterale und eine mediale.

1) Als laterale Portion kann man die Fasern zusammenfassen, die sich gleich an der Eintrittsstelle und medial und lateral davon, im ganzen Gebiet hinter der Rolando'schen Substanz zum Längsverlaufe anordnen. Die laterale, schon den Uebergang in die Seitenstränge vermittelnde Abtheilung dieses Gebietes, die wir schon bei früheren Forschern, nament-

[84]) Angesichts dieser so weit herabreichenden Uebereinstimmung muss man im höchsten Grade überrascht sein, gerade bei einem Wirbelthier, bei Amphioxus, die Anordnung des sensibeln Nervensystems von einem etwas anderen Plane beherrscht zu sehen. Amphioxus besitzt nämlich, abweichend von den übrigen Vertebraten, keine Spinalganglien, aber, wie neuere Erfahrungen ergeben, auch keine endständigen, in die Epidermis eingeschalteten sensibeln Zellen, wie sie bei Lumbricus nachgewiesen sind. Die sensibeln Zellen liegen hier vielmehr, nach dem Zeugnisse von Retzius (Zur Kenntniss des centralen Nervensystems von Amphioxus. Biol. Untersuchungen, Neue Folge, II., Stockholm, 1891) innerhalb des Rückenmarkes selbst, deren Medianfeld sie als theils quergelagerte, theils in der Längsrichtung angeordnete spindelförmige Zellen in Anspruch nehmen. Die hinteren Wurzeln setzen sich aus den Fortsätzen dieser Zellen zusammen.

[85]) L. Ranvier, Recherches sur l'Histologie et la Physiologie des Nerfs. Archives de Phys. normale et pathol. Tome IV., 1872.

lich Foville,[86]) meinem Vater[87]) und Kölliker[88]) beschrieben finden, wurde neuerdings von Lissauer[89]) als Randzone, von Waldeyer[90]) als Markbrücke, von Flechsig[91]) als laterale hintere Wurzelzone schärfer in den Vordergrund der Darstellung gerückt. 2) Die überwiegende Mehrzahl der Fasern, deren Complex man als „mediale Portion" bezeichnet, lenkt bogenförmig nach innen, um sich in verschiedene Bezirke der Burdach'schen Stränge zu vertheilen. Die Bifurcation der sensibeln Fasern vertheilt sich also auf das ganze Gebiet hinter der Rolando'schen Substanz und auf das der Burdach-schen Stränge, namentlich den Abschnitt der letzteren, der von Westphal als „Wurzeleintrittszone", von mir aus noch näher auszuführenden Gründen als „Einstrahlungszone" eingeführt worden ist; die ungetheilten intramedullaren Stücke der einzelnen Fasern werden demnach von verschiedener Länge sein.

Die dargelegte Gruppirung der Fasern trifft auch für das menschliche Rückenmark zu. Ueber die Bifurcation selbst fehlt es uns hier noch an erschöpfenden Erfahrungen, und wenn man annimmt, dass ausnahmslos alle sensibeln Fasern der Cajal'schen Theilung unterliegen [was Golgi[92]) bestreitet], so beruht dies einstweilen auf nicht mehr als einem, allerdings erlaubten Analogieschluss aus den Verhältnissen, wie sie für kleinere Säuger und andere Vertebraten ermittelt worden sind. In der Fig. 22 habe ich aus einem Längsschnitte des menschlichen Rückenmarkes eine Anzahl von Theilungen zur Ansicht gebracht; man erkennt daran die typische, regelmässige Y-form der Faser-Gabelungen. Was aber dem aufmerksamen Beobachter auf dem Bilde sofort auffallen muss, ist der Umstand, dass die beiden Theilungsschenkel in den wenigsten Fällen von gleicher Stärke sind, vielmehr bei den meisten der eine in dieser Beziehung hinter dem anderen beträchtlich zurückbleibt. Es gelang mir, bestimmt festzustellen, dass der dünnere Theilungsast der absteigende ist. In einigen Fällen erscheint er so zart, dass man ihn geradezu als einen

---

[86]) M. Foville, Traité complet de l'anatomie, de la physiologie et de la pathologie du système nerveux cérébro-spinal. Paris, 1844, p. 134 (citirt nach Waldeyer).

[87]) Joseph v. Lenhossék, Neue Untersuchungen über den feineren Bau des centralen Nervensystems des Menschen. 2. Auflage. Denkschriften der k. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. X., 1858, S. 13 u. 39.

[88]) A. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen. 5. Auflage. Leipzig, 1867, S. 256.

[89]) H. Lissauer, Beitrag zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes und zum Verhalten desselben bei Tabes dorsalis. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 17, 1886, S. 377.

[90]) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1888, S. 21.

[91]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine Systemerkrankung? Neurol. Centralblatt, Bd. IX., 1890, S. 74.

[92]) C. Golgi, La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Rendiconti del Ist. Lombardo, Ser. II. Vol. XXIV., Fasc. VIII. e IX., p. 12.

nach unten abbiegenden Collateralast auffassen könnte. Die erste Andeutung dieses Verhaltens wurde, wie ich sehe, schon vor mir von Cl. Sala für das Batrachierrückenmark gegeben.

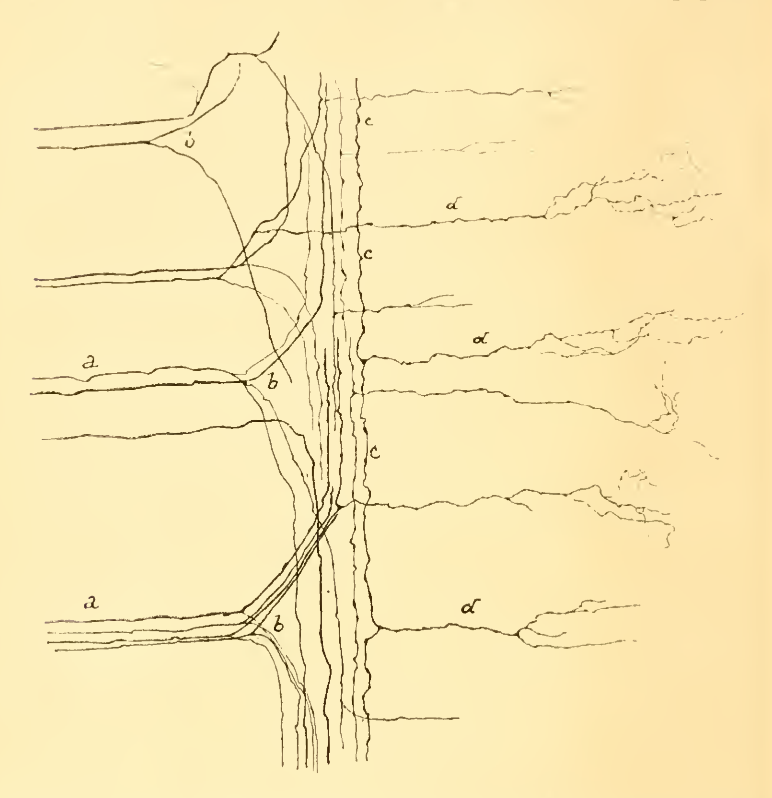



Fig. 22. Aus einem sagittalen Längsschnitt des Rückenmarkes eines 20 Ctm. l. menschlichen Embryos. a. = Fasern der medialen Hinterwurzelabtheilung; b. = deren Bifurcation im vordersten Abschnitt der Rolando'schen Substanz; c. = Längsfasern des Burdach'schen Stranges; d. = Collateralen.

Die Theilungsäste der sensibeln Fasern, die ich mit Rücksicht auf die von ihnen abgegebenen Collateralen als auf- und absteigende Stammfasern bezeichnen möchte, werden nun als Längsfasern Bestandtheile der Hinterstränge, ja wir dürfen letztere auf Grund pathologischer Erfahrungen zum überwiegenden Theile auf die directen Fortsetzungen der hinteren Wurzeln zurückführen.

Wie weit erstreckt sich der longitudinale Lauf der beiden Stammfasern? Hier stehen wir einer Frage gegenüber, zu deren Entscheidung die Methoden der anatomischen Forschung unzureichend sind, hauptsächlich aus dem Grunde, weil die Distanzen, um die es sich handelt, die Dimensionen mikroskopischer Schnitte weitaus übertreffen. Erfreulicherweise findet hier die histologische Forschung eine ausgiebige Ergänzung durch die

lehrreichen Aufschlüsse, die auf pathologischem Gebiet gewonnen worden sind. Ist es versagt, dem Lauf der Faser im gesunden Zustande im Gewirr der Hinterstränge zu folgen, so wird dies möglich, sobald sie sich durch ihre krankhaft entartete Beschaffenheit von ihrer Umgebung abhebt.[93]) Die Arbeiten, die hier in Betracht kommen, lassen sich ihrem Inhalte nach in zwei Kategorien theilen:

1) Untersuchungen über die anatomischen Veränderungen, die sich im Marke einstellen nach experimenteller Durchschneidung der Hinterwurzeln oder der Hinterstränge. Als Versuchsthiere dienten hauptsächlich: Meerschweinchen, Hund, Affe. Die wichtigsten Arbeiten in dieser Richtung stammen von Hayem [1873], Schiefferdecker [1876], Singer [1881], Kahler [1882], Homèn [1885], Löwenthal [1885 und 1888][94]) Borgherini [1886],[95]) Rossolymo [1886],[96]) Oddi und Rossi [1890],[97]) Singer und Münzer [1890],[98]) Auerbach [1890],[99]) Berdez [1892].[100])

2) Pathologisch anatomische Beobachtungen an erkrankten menschlichen Marken in Fällen, wo ein Unfall oder ein Krankheitsprocess, sei es eine Compression der hinteren Wurzeln

---

[93]) Wir sind in der letzten Zeit zur Darstellung degenerirter Fasern in den Besitz einer vortrefflichen Methode gelangt, die in dieser Beziehung der Weigert'schen Färbung an Vollkommenheit und dabei auch an Einfachheit der Behandlungsweise überlegen ist: es ist das die von Marchi und Algeri eingeführte Methode (Sulle degenerazioni discendenti consecutivi a lesioni della corteccia cerebrale. Rivista sperim. di fren. XI., 1885.) Sie besteht kurz in folgendem: Dem 8 Tage bis 3 Monate in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Object werden möglichst kleine Stücke entnommen, für 5—12 Tage in ein Gemisch von Müller'scher Flüssigkeit 2 Th. und 1 % Osmiumsäure 1 Th. verbracht und dann eingebettet und geschnitten. Die normalen Fasern nehmen dabei eine gelbe oder bräunliche Färbung an, während die in Entartung begriffenen durch ihren Gehalt an intensiv schwarz gefärbten Myelinkörnchen scharf hervortreten.

[94]) N. Löwenthal, Dégénerations secondaires ascendantes etc. Revue médicale de la suisse romande, 1885, p. 572. — Derselbe: Contrib. expérim. à l'étude des atroph. secondaires du cordon posterieur. Receuil. zool. suisse. 1888. Tome N., p. 112.

[95]) A. Borgherini, Beitr. z. Kenntniss d. Leitungsbahnen im Rückenmark. Mitth. aus d. Inst. f. allg. u. exper. Pathol. in Wien, 1886, I.

[96]) G. Rossolymo, Zur Frage über d. weiteren Verlauf d. Hinterwurzelfasern im Rückenmark. Neurol. Centralbl. 1886, S. 391.

[97]) R. Oddi e U. Rossi. Sul decorso delle vie afferenti del midollo spinale. R. Istit. di studi super. pratici in Firenze. 1891. (Siehe auch in Archives italiennes de Biologie, Tome XIII., 1890, p. 382, sowie in Monitore zool. italiano, anno 1°, 1890, p. 55.)

[98]) Singer und Münzer, Beitrag z. Anat. d. Centralnervensystems, Abh. d. Wiener Akad. Bd. 57, 1890, S. 569.

[99]) L. Auerbach, Zur Anatomie der aufsteigend degenerirenden Systeme des Rückenmarkes. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 214.

[100]) Berdez. Recherches expérimentales sur le trajet des fibres centripètes dans la moëlle épinière. Extrait de la Revue médicale de la Suisse romande, Année 12, 1892, No 5.

oder des Rückenmarkes durch Geschwülste, Trauma, Caries oder dergl., sei es eine Erkrankung desselben, wie acute Myelitis, dieselben Bedingungen, wie sie in jenen Versuchen künstlich erstrebt werden, hergestellt und damit auch dieselben Effecte hervorgerufen hatte. Von den zahlreichen Forschern, deren Namen wir hier begegnen, seien nur erwähnt: Türck [1851],[101]) dessen bahnbrechende Arbeiten den Ausgangspunkt für diese Seite der Forschung bildeten, dann Bouchard [1866],[102]) Kahler und Pick [1880 und 1882],[103]) Schultze [1883],[104]) Hofrichter [1883],[105]) Barbacci [1890].[106])

Alle diese Beobachtungen ergeben nun in sehr übereinstimmender Weise, dass die Läsion der hinteren Wurzeln wie der dorsalen Partieen des Rückenmarkes stets eine weiter fortschreitende Entartung im Rückenmarke veranlasst, die ihren Hauptsitz in den Hintersträngen hat. Von der Läsionsstelle ausgehend, pflanzt sich der destructive Vorgang der Hauptsache nach in aufsteigender Richtung fort — daher die von Türck eingeführte Bezeichnung: aufsteigende secundäre Degeneration — und kann sich, falls ihm zu seiner vollen Entwickelung die gehörige Zeit gegeben ist, allerdings unter erheblicher Abnahme, bis in das Gebiet des verlängerten Markes hinauf erstrecken, um erst in der Höhe der bekannten Hinterstrangkerne (nucleus funiculi gracilis et cuneati) oder sogar weiter oben, in der Höhe des Vagusaustrittes (Auerbach) sein Ende zu finden. Hierbei nimmt das Degenerationsfeld auf dem Querschnitte je nach der Höhe des Rückenmarkes ein verschiedenes Gebiet ein; über der Stelle der Beschädigung stösst es direkt an den medialen Rand der Hinterhörner, d. h. es entspricht dem Bezirk der „Einstrahlungszone"; weiter nach oben wird es durch die successiv eintretenden höher gelegenen Wurzeln allmählig gegen die Mittellinie hingedrängt, und zwar ohne Berücksichtigung der Grenzen der Goll'schen Stränge; die Hinterstränge verhalten sich in dieser Beziehung vollkommen als ein einheitliches Ganzes, und es er-

---

[101]) L. Türck, Ueber secundäre Erkrankung einzelner Rückenmarksstränge und ihrer Fortsetzung zum Gehirn. Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1851, Bd. 11, S. 93.

[102]) Bouchard, Des dégénerations secondaires de la moëlle épinière. Archives gèn. de médecine. 1886, Tome I., p. 272 et II. p. 273.

[103]) O. Kahler und J. Pick, Weitere Beitr. z. Path. und pathol. Anat. d. Centralnervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 10, 1880, S. 179. — O. Kahler, Ueber die Veränderungen etc., Zeitschrift f. Heilkunde, Bd. 3, 1882, S. 187.

[104]) F. Schultze, Beitrag z. Lehre von der secundären Degeneration im Rückenmark des Menschen. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 14, 1883, S. 359.

[105]) E. Hofrichter, Ueber aufsteigende Degeneration des Rückenmarkes, Inaug. Dissert., Jena 1883.

[106]) O. Barbacci, Le degenerazioni sistematiche secondarie ascendenti del midollo spinale. Rivista sperim. di Freniatria Vol. 17, 1891, pag. 263. — Ferner: Die secundären systematischen aufsteigenden Degenerationen des Rückenmarks. Centralblatt f. path. Anatomie, 1891.

giebt sich, dass sich auch die Goll'schen Stränge zum überwiegenden Theile aus Hinterwurzelfasern aufbauen. Einem jeden Nerven scheint dabei für seine sich allmählig durch Abgabe von Fasern an die graue Substanz erschöpfenden centralen Fortsetzungen ein bestimmtes Areal auf dem Querschnitte der Hinterstränge zuzukommen, freilich unter Zulassung gelegentlicher unbedeutender Verschiebungen.

Indess von mehreren Seiten sind Erfahrungen bekannt geworden, aus denen hervorgeht, dass zu den Folgeerscheinungen, die sich an eine Zerstörung der sensibeln Leitungsbahnen anschliessen, ausser der aufsteigenden auch noch eine allerdings viel unansehnlichere absteigende Entartung der Hinterstränge gehört, eine Thatsache, die sich mit unseren neuen Aufschlüssen über das Verhalten der hinteren Wurzelfasern im Marke, namentlich mit dem Nachweis absteigender Theilungsschenkel sehr gut vereinigen lässt. Die ersten ausführlicheren Mittheilungen hierüber verdanken wir F. Schultze in Heidelberg (a. a. O. S. 379) aus dem Jahre 1883, doch konnte sich dieser Forscher schon auf einige frühere einschlägige Andeutungen bei Westphal,[107]) Kahler u. Pick (a. a. O. S. 200) und Strümpell[108]) berufen. Von den neuesten Forschern berichten Barbacci, Oddi und Rossi und namentlich Berdez über ähnliche Befunde, während Tooth eine Degeneration unterhalb des Gebietes der zerstörten Wurzel stets vermisste.

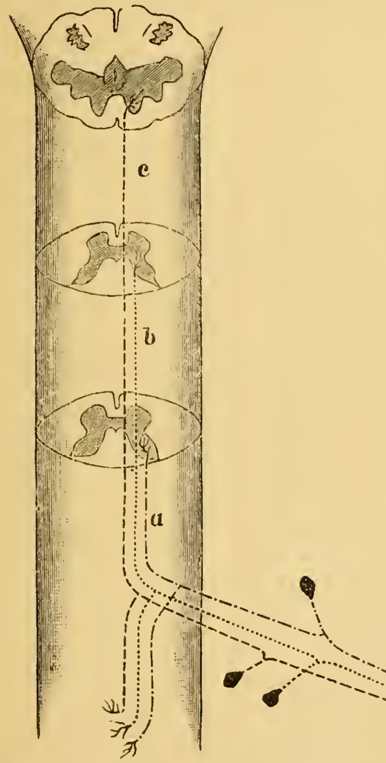



Fig. 23. Schema des Verlaufs der sensibeln Fasern in den Hintersträngen; a = kurze; b. = mittlere; c. = lange Fasern. Nach Pierre Marie (Leçons sur les Maladies de la Moëlle. Paris, 1892, Fig. 48, p. 45).

Nach diesen Erfahrungen, auf deren weitere Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann, wird man sich also das Verhalten der beiden Stammfasern folgendermassen vorzustellen haben: 1) Die absteigenden Theilungsäste erreichen vermuthlich schon nach kürzerem Verlauf durch Einbiegung in die graue Substanz ihr Ende. Schultze vermochte deren Degeneration

[107]) C. Westphal, Ueber eine Combination von secundärer, durch Compression bedingter Degeneration des Rückenmarks u. s. w. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 10, 1880, S. 791.

[108]) A. Strümpell, Beiträge zur Pathologie des Rückenmarkes, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 10, 1880, S. 694.

in keinem seiner 4 Fälle weiter als bis zur Tiefe von 2,5 cm. unterhalb der Läsionsstelle, kaum bis zum nächstunteren Wurzelgebiet zu verfolgen, während Berdez allerdings beim Meerschweinchen „au-dessous de la lésion, même à une grande distance" noch degenerierte Elemente fand, allein, wie seine Figuren zeigen, in sehr spärlicher Zahl. 2) Die aufsteigenden Stammfasern lenken nicht in gleichem Niveau, sondern stufenweise in verschiedenen Höhen in die Hinterhörner ein, und zwar beginnt deren Einstrahlung bald oberhalb der Bifurcationsstelle, findet aber erst in der Höhe des Calamus scriptorius durch Eintreten der letzten Fasern in die Hinterstrangkerne ihren Abschluss. Obgleich es sich hier ohne Frage um eine continuirliche Reihe von Einstrahlungen handelt, kann man dennoch mit Singer und Münzer zur Erleichterung des Verständnisses dreierlei Fasergattungen unterscheiden, die in dem beistehenden. von P. Marie[109]) entworfenen Schema (Fig. 23) dargestellt sind: 1) kurze a., 2) mittlere, b. und 3) lange Fasern, c. Die langen Fasern nehmen hauptsächlich die Goll'schen Stränge in Anspruch.

Die Endigung der Stammfasern muss unbedingt in Gestalt freier, sich zwischen den Nervenzellen der grauen Substanz verästelnder Endbäumchen erfolgen, da alle Fasern, die man aus den Hintersträngen in die graue Substanz einstrahlen sieht (mit Ausnahme der von mir und Cajal beim Hühnchen entdeckten „motorischen Hinterwurzelfasern") eine solche Endigungsweise erkennen lassen; darauf kann man auch aus dem analogen Verhalten der Collateralen schliessen. Ganz abschliessende Anschauungen sind hier allerdings wegen der grossen Entfernung zwischen Bifurcationsstelle und Endigung, in Folge dessen man sie nie auf demselben Längsschnitte im Zusammenhange erhalten kann, noch nicht erzielt. Was man sehen kann, ist, wie das besonders Kölliker (a. a. O. S. 14) dargelegt hat, soviel, dass einzelne Längsfasern der Hinterstränge unter rechtem Winkel umbiegen und in die Rolando'sche Substanz eintreten, um sich theils schon in ihr, theils im Gebiet vor ihr in feine, frei auslaufende Aeste zu zersplittern. Da aber die Hinterstränge ohne Frage zum überwiegenden Theile aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzeln bestehen, müssen diese Kölliker'schen Einbiegungen wenigstens zum grossen Theile (die Hinterstränge enthalten auch spärliche Fasern anderer Herkunft) den Endigungen der Stammfasern entsprechen. — Es mag übrigens bemerkt sein, dass es nicht richtig wäre, gerade auf die beiden Endspitzen der sensibeln Stammfasern in anatomischer oder physiologischer Hinsicht ein besonderes Gewicht zu legen. Alle Collateralen stellen successive Endigungen der Stammfasern dar, in die diese sich während ihres Längsverlaufs treppenweise erschöpfen, und das eigentliche Ende der Faser ist gleichsam als

---

[109]) Aus dessen anregend geschriebenem, mit Berücksichtigung der neuesten anatomischen und pathologischen Literatur verfasstem Werk: Leçons sur les Maladies de la Moëlle. Paris, Masson, 1892.

deren letzter Collateralast aufzufassen. Daher gilt das, was über die Endigungsweise der Collateralen mitgetheilt werden soll, auch für die Endäste der Stammfasern.

Mit Recht nennt v. Kölliker die Collateralen „eine der bemerkenswerthesten Eigenthümlichkeiten der feineren Structur des Markes, die auch in physiologischer Beziehung als eine der bedeutungsvollsten erscheint.“ Collateralen kommen, wie das hier vorweg erwähnt sein mag, allen Längsfasern der Stränge, auch im Bereich des verlängerten Markes (Kölliker) zu, uns interessiren hier aber zunächst nur die Collateralen der Hinterstränge, d. h. die sensibeln Collateralen. Schon der ungetheilte Stamm der sensibeln Faser soll nach Cajal beim Hühnchen in der Regel 1—3 solche Aestchen abgeben. In Fig. 22, die sich auf das menschliche Rückenmark bezieht, erkennen wir nur an einer einzigen Faser ein solches Verhalten. Hier scheinen sie also nicht in allen Fällen schon an dem ungetheilten Stück vorzukommen. Constant sind sie indess an den beiden Theilungsästen, d. h. an der auf- und absteigenden Stammfaser und sind dann, wie es scheint, in ungefähr gleichen Distanzen angebracht. Wie gross die Zahl der Collateralen ist, die eine Faser während ihres ganzen Verlaufs aus sich hervorgehen lassen kann, ist einstweilen nicht zu bestimmen, und wird wohl auch wegen der Unmöglichkeit, eine Faser in ihrer ganzen Ausdehnung auf einen Schnitt zu bekommen, nicht so bald ermittelt werden können. Offenbar ist die Zahl verschieden, je nach der Länge der Stammfasern; solche, die längere Gebiete des Markes durchziehen, entwickeln gewiss eine beträchtliche Anzahl von Collateralen. Vermochte doch Kölliker an ein und derselben Faser eines Längsschnittes, die doch gewiss kaum einige Mm. umfassen konnte (beim Embryo), nicht weniger als 9 Collateralen nachzuweisen.

Ueber das Aussehen, den Typus der Collateralen gewährt Fig. 22 eine Vorstellung, und das Bild gilt wohl auch in der Hauptsache für die Collateralen sämmtlicher Längsstränge. Sie lösen sich von den Stammfasern als bedeutend zartere Aeste unter rechtem Winkel mit je einer kleinen kegelförmigen Verdickung ab und zwar nach Cajal's Angabe jeweilen an der Stelle einer Ranvier'schen Einschnürung. Der Mehrzahl nach sind sie jedenfalls mit Markscheiden versehen (die sich an ihnen viel später anlegen, als an den Stammfasern), bis auf ihre Endverzweigungen, die in der Regel nackt sind (Cajal). Sehr häufig, man möchte sagen regelmässig, veranlasst ihr Ursprung an der Längsfaser eine kleine, winkelige, nach der grauen Substanz hin gerichtete Knickung, doch können sie sich von der Stammfaser auch abzweigen, ohne deren Verlauf im Geringsten zu alteriren.

Die Collateralen gehören ihrem Verlaufe nach alle der Querebene des Rückenmarkes an, daher ihre topographische Vertheilung und ihre Endschicksale am schönsten auf Querschnitten zur Darstellung gelangen. Sofort nach ihrem Ursprunge betreten sie die graue Substanz. Die Einstrahlung der

sensibeln, d. h. der aus den Hintersträngen entspringenden Collateralen in die Hinterhörner ist sehr reichhaltig. Man sieht sie theils einzeln, theils zu dünneren und breiteren Bündeln vereinigt die Rolando'sche Substanz in ansehnlicher Zahl meridianartig durchsetzen, wodurch diese sowohl an Golgischen, wie an Weigert'schen und auch anderen Schnitten ihr bekanntes streifiges Aussehen gewinnt. Indess ist die Rolandosche Substanz nicht die einzige, ja sogar nicht die Hauptpforte, die sie zum Eintritt in die graue Substanz benützen. Die meisten Collateralen und zwar die des eigentlichen Burdachschen Stranges, sammeln sich vielmehr am medialen Rand der Hinterhörner, vor der Rolando'schen Substanz zu einem stärkeren Bündel, das mit zierlicher Biegung in die graue Substanz eindringt, um darin mehr nach vorn, gegen die Clarkeschen Säulen und das Vorderhorn hin auszustrahlen.

In der grauen Substanz endigen die Collateralen alle mit freien, sich zwischen deren Zellen ausbreitenden Verzweigungen, die man „Endbäumchen“ genannt hat, obgleich diese Bezeichnung ihren Verästelungstypus nicht treffend wiedergiebt. Es handelt sich nämlich nicht so sehr um regelmässige, etwa pinsel-, quasten- oder bäumchenartige Bildungen, als welche sie hin und wieder gekennzeichnet worden sind, auch nicht um regelmässige „Endkörbe“ um die Nervenzellen herum, als vielmehr um in der Regel spärliche, wiederholte, dichotomische Aufsplitterungen der Fasern, wobei die Aeste die Tendenz haben, unregelmässig auseinander zu flattern. Die Zweige erscheinen dabei fortwährend feiner und verlieren sich schliesslich in sehr zarte, mit kaum wahrnehmbaren Varicositäten besetzte Endspitzen. Uebrigens wechselt die Form der „Endbäumchen“ und vor allem der Reichthum ihrer Aeste einigermassen je nach der Localität; so lassen z. B. die Verzweigungen der in den Clarke'schen Säulen endigenden Collateralen eine besonders complicirte Beschaffenheit erkennen.

An welchen Stellen, innerhalb welcher Zellgruppen findet die Endverästelung der sensibeln Collateralen statt? Die Antwort hierauf kann summarisch in folgenden Worten zusammengefasst werden: ihre Endigungen vertheilen sich fast über alle Punkte der grauen Substanz, aber nur derselben Markhälfte, nur ein verschwindend geringer Theil geht auf dem Wege der hinteren Commissur auf die andere Seite hinüber, um im Bereich des Hinterhorns sein Ende zu finden. Indess müssen wir bei dem hohen Interesse, das der Gegenstand bietet, uns auf weitere Einzelheiten einlassen und die Endigung der Collateralen nach den einzelnen Regionen der grauen Substanz, wo sie erfolgt, gesondert ins Auge fassen:

1) Am ausgiebigsten dürfte die Endigung im Bereich der Hinterhörner und der mittleren Abschnitte der grauen Substanz sein. Schon im Gebiet der Rolando'schen Substanz, namentlich in deren vorderer Abtheilung beginnt die Aufsplitterung der von hinten her eindringenden Collateralen, und

die Endbäumchen gelangen auf dem hellen Grunde dieser Substanz (die Rolando'sche Substanz erscheint zwar durch arkadenförmige Bündel reichlich durchsetzt, entbehrt aber, wie das schon Gerlach — Strickers Handbuch, II., S. 689 — durch Vergoldung nachgewiesen hat, des dichten Filzes, den die graue Substanz an allen anderen Stellen aufweist) überaus deutlich zur Ansicht. Aber die überwiegende Mehrzahl der Fasern erreicht erst vor der Rolando'schen Substanz ihr Ende. Wir sehen die Concavität der letzteren durch ein dichtes sensibles Fasergewirr ausgefüllt, an dessen Bildung sich die Collateralen aller drei Portionen betheiligen und das sowohl an geeigneten Golgi'schen wie auch an Weigert'schen Praeparaten als dunkler Fleck aus dem Querschnitt hervortritt. Waldeyer (a. a. O. S. 20) bezeichnet dieses Gebiet als Kern der Hinterhörner. Am complicirtesten scheint mir der Filz in seinem medialsten, schon an die Hinterstränge grenzenden Abschnitt zu sein. Die zahlreichen in die Hinterhörner eingebetteten Nervenzellen erscheinen von den massenhaft durcheinander gewirrten Collateralen in reichlichster Weise umfluthet, und dadurch gewiss mit Empfindungsreizen überladen, die sie ihrerseits — abgesehen von den hier vorhandenen Zellen vom Golgi'schen Typus — weiter zu befördern haben, wie das in der Folge noch einlässlich zur Sprache kommen soll. Hierzu noch eine Bemerkung: an einer Serie von Sagittalschnitten aus dem menschlichen Marke (der auch Fig. 22 entnommen ist) scheint es mir, als beständen einige von den Faserbündeln, die die Rolando'sche Substanz in ihrer medialsten Abtheilung durchsetzen, nicht aus Collateralen, sondern noch aus ungetheilten sensibeln Wurzelfasern, und als erfolgte ihre Theilung erst weiter vorn, vor der Rolando'schen Substanz, oder in deren vorderstem Abschnitt. Auch bei Edinger[110]) finde ich diese Beobachtung aufgezeichnet. Sie kann uns nicht befremden, schliessen sich doch die hier befindlichen Längsbündel, wie man das an Weigert-schen Querschnitten sehr schön sieht, direkt an die Burdach-schen Stränge an, als deren aufgelockerte, etwas in die graue Substanz hineingeschobene Fortsetzung sie erscheinen und würde somit die Bifurcation doch noch gleichsam dem Gebiet der Burdach'schen Stränge angehören.

2) Ein ansehnliches Bündel sensibler Collateralen zieht nach den Vorderhörnern hin. Die fraglichen Aeste sammeln sich unter fächerartiger Convergenz aus der mittleren und hinteren, sich mit einander als breite Sichel an den medialen Rand der Hinterhörner anschliessenden Zone der Hinterstränge, die ich daher „Einstrahlungszone" genannt habe,[111]) und strömen in Form sehr

[110]) L. Edinger, Zwölf Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. 3. Aufl. 1892, S. 138.

[111]) Sie deckt sich vollkommen mit Westphal's „Wurzeleintrittszone" (C. Westphal, Anatomischer Befund bei einseitigem Kniephaenomen, Archiv f. Psychiatrie, Bd. 18, 1887, S. 629) und zum grossen Theile mit Bechterew's „Grundbündeln der Hinterstränge" (W. Bechterew, Ueber die Bestandtheile der Hinterstränge, Neurol. Centralblatt 1885, S. 31), sowie mit Flechsig's (a. a. O.) „mittlerer" und „hinterer medialer Wurzelzone."

charakteristischer, bogenförmig geschwungener Züge („Einstrahlungsbündel") in die graue Substanz hinein, wobei sie den medialen Rand der Hinterhörner, vor der Rolando'schen Substanz, als Eintrittspforte benützen; hierzu gesellen sich aber noch eine Anzahl von Bündeln, die direkt durch den medialsten Theil der Rolando'schen Substanz hindurchtreten und sich erst vor ihr mit den aus der Einstrahlungszone einlenkenden vereinigen. Das dadurch gebildete ansehnliche Bündel strebt nach vorn gegen die Vorderhörner hin, weicht aber schon vor deren Grenze kelchartig in seine Elemente auseinander, um sich so über den ganzen Umfang der Vorderhörner auszubreiten. An passenden Praeparaten lassen sich die einzelnen Fasern aufs deutlichste zwischen die motorischen Zellen hinein verfolgen, wo man sie in ihre nicht eben üppigen Endverzweigungen zerfallen sieht. Cajal nennt dieses Bündel „manojo sensitivo-motor" oder „antero-posterior"[112]) (richtiger wäre vielleicht „postero-anterior"). Kölliker führt dessen Elemente aus einleuchtenden Gründen und in bezeichnender Weise als „Reflex-collateralen" an. Viel handgreiflicher als beim Menschen, lässt sich das Eindringen der sensibeln Collateralen in die Vorderhörner bei gewissen Säugern, am schönsten bei der Katze und dem Meerschweinchen (auch an Weigert'schen Praeparaten) beobachten, indem hier die fraglichen Bündel ihre geschlossene Beschaffenheit weiter nach vorn beibehalten, als im menschlichen Marke. Das physiologische Interesse, das diese „Collaterales postero-anteriores" darbieten, liegt auf der Hand: gelangt hier doch die dem Reflexbogen zu Grunde liegende anatomische Einrichtung mit geradezu greifbarer Klarheit zur Anschauung. Ohne irgendwelche Zwischenstation passiren zu müssen, kann hier der Empfindungsreiz durch die Collateralen der durch sie umsponnenen motorischen Zelle mitgetheilt und darin in Bewegungsimpulse umgesetzt werden.

3) Die Clarke'schen Säulen stellen unzweifelhaft sehr wichtige Endigungskerne der sensibeln Collateralen dar; sie nehmen im Bereich ihrer stärksten Entwickelung den ansehnlichsten Theil dieser für sich in Anspruch. Diese Beziehungen kommen an Golgi'schen Praeparaten ausserordentlich klar zur Ansicht. (S. Fig. 28.) Man sieht eine grössere Anzahl zarter, welliger Fasern zu zierlichen Bündelchen gruppirt hauptsächlich aus den mittleren Bezirken der Burdach'schen Stränge (Flechsig) an die Clarke'schen Säulen herantreten, um in sie an ihrem hinteren Umfange unter trichterförmiger Erweiterung einzudringen. Die länglichen Kerne sitzen am zutretenden Faserzug wie die Beeren am Stiele. Innerhalb der Kerne splittern sich die Fasern sofort in ihre Endbäumchen auf, wobei sie um deren Zellen herum förmliche Körbe bilden, freilich in der Weise, dass jede Faser sich durch ihre Verästelung an der Umflechtung mehrerer Zellen betheiligt. Die Endbäumchen

---

[112]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamíferos. Barcelona 1890, p. 19.

weisen hier einen besonders üppigen und gedrungenen Habitus auf, was sich wohl aus dem Umstande erklärt, dass sie sich hier in ziemlich grosser Zahl innerhalb eines verhältnissmässig beschränkten Raumes auszubreiten haben. Auch darin tritt uns eine Eigenart entgegen, dass sich hier die Markscheiden an den Collateralen weiter als sonst, d. h. bis an die Endbäumchen herunter erstrecken; auf ein solches Verhalten darf man nämlich aus der Gegenwart jenes dichten, sich hauptsächlich in der Längsrichtung ausbreitenden Faserreticulums schliessen, das an Praeparaten nach Weigert's Färbung den Clarke'schen Säulen ein so dicht faseriges Aussehen verleiht und dessen Schwund nach Lissauer[113]) nebst dem Zerfall der „Randzone" eine der ersten anatomischen Veränderungen bei beginnender Tabes darstellen soll.

4) Auch die hintere Commissur besteht bei allen Thieren, wo sie bisher mit der Golgi'schen Methode geprüft wurde, der Hauptsache nach aus sensibeln Collateralen, beim Menschen, wo sie auf ein schmales Faserbündel reducirt ist (s. Fig. 28), bestimmt ausschliesslich aus solchen. Die entsprechenden Collateralen treten im menschlichen Rückenmarke aus der vordersten Abtheilung des Burdach'schen Stranges an den hinteren Rand der grauen Commissur heran, schwingen sich im Anschluss daran bogenförmig in das gekreuzte Hinterhorn hinüber, wo sie hinter den Clarke'schen Säulen, vor der medialen Abtheilung der Rolando'schen Substanz büschelförmig auseinanderfahren und in Endbäumchen übergehen. Die spärlichen Aeste reichen gewiss nicht hin, um als alleiniges anatomisches Substrat der von den Physiologen postulirten Kreuzung der sensibeln Leitungsbahnen zu gelten. Jenseits der Mittellinie gesellen sich zu dem Bündelchen noch einige Collateralen aus dem anderen Hinterstrang.

Viel ansehnlicher als beim Menschen präsentirt sich die hintere Commissur bei gewissen Säugern, wie Hund, Kaninchen, Ratte und vor Allem beim Meerschweinchen. Bei diesen zerfällt sie, wie ich zuerst fand (Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 34, 1890) in mehrere, scharf getrennte Portionen. Cajal und mit ihm v. Kölliker und van Gehuchten unterscheiden deren drei. Die hintere umsäumt den hinteren halbmondförmigen Rand der grauen Commissur und verhält sich in Betreff ihres Ursprunges und ihrer Endigung genau wie die hintere Commissur des menschlichen Rückenmarkes, der sie aber an Stärke überlegen ist. Die mittlere Portion (s. Fig. 31) taucht aus den Längsbündeln vor dem lateralen Drittel der Rolando'schen Substanz als kräftiger Strang auf und zieht unter Beschreibung eines abgeplatteten Bogens, fast quer, hinter den Clarke'schen Säulen zur entsprechenden Gegend der anderen Seite hinüber, wobei sie sich gegen ihr Endigungsgebiet hin schwach büschelförmig auflockert. Auch hier handelt es sich hauptsächlich um Collateralen der sensibeln Fasern, und zwar solcher, die der lateralen

---

[113]) H. Lissauer, Ueber Veränderungen der Clarke'schen Säulen bei Tabes dorsalis. Fortschritte der Medizin, Bd. 2, 1884, S. 113.

Portion angehören. Cajal wies aber nach, dass in dem kräftigen Bündel daneben noch Collateralen aus dem hintersten Theil des Seitenstranges vertreten sind, worin ich ihm ebenso wie v. Kölliker und van Gehuchten, gestützt auf Praeparate vom Kaninchen, beistimmen möchte. Drüben endigen die Fasern alle in der Weise, dass sie sich im dichten Geflecht des Hinterhornkerns in freie Endarborisationen auflösen. — Als vordere Abtheilung bezeichnet Cajal eine spärliche Anzahl äusserst dünner Fäserchen, die gleich hinter dem Centralkanal, vor den Clarke'schen Säulen, mit nach vorn gewendeter Concavität von einer Seite zur anderen ziehen. Ihre Endigung konnte als freie Verästelung seitlich vom Centralkanal nachgewiesen werden, ihr Ursprung aber blieb unaufgeklärt. Cajal vermuthet, dass man es mit Collateralen der Vorderstränge zu thun hat. — Soviel über die hintere Commissur.

Es mag ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die vordere Commissur bestimmt keine Collateralen aus dem Hinterstrang bezieht. Es erscheint dies geboten mit Rücksicht auf die zahlreichen, noch in jüngster Zeit wiederholten Angaben, wonach Hinterwurzelfasern direkt in die vordere Commissur einbiegen und durch sie in den Vorderstrang der anderen Seite gelangen sollen. Wie willkommen vielleicht auch ein solcher Befund für den Nachweis centripetaler gekreuzter Gefühlsbahnen wäre: die anatomische Beobachtung gewährt keinen Halt dafür.

Aber — wird man fragen — handelt es sich im Mitgetheilten durchweg um neue, erst durch Golgi's Verfahren enthüllte Thatsachen, sollte von all' den interessanten Verhältnissen trotz der umfassenden Literatur, die über den Verlauf der hinteren Wurzeln vorliegt, bisher nichts wahrgenommen worden sein?

Um eine solche Auffassung nicht etwa aufkommen zu lassen, scheint es mir geboten, das Verhältniss hier genau zu präcisiren, in dem die zahlreichen, aus der Periode vor Cajal's wichtigen Aufschlüssen stammenden, oder auch in neuester Zeit ohne deren Berücksichtigung verfassten Schilderungen vom Verhalten der sensibeln Fasern im Rückenmarke zu der vorstehenden Darstellung stehen. Es zeigt sich, dass allerdings über die Bifurcation, über die Ursprungsweise und Bedeutung der Collateralen in diesen Arbeiten, von denen ich als die ausführlichsten nur die von Lissauer,[114]) Bechterew,[115]) Kahler,[116]) Obersteiner,[117]) Edinger,[118]) Waldeyer,[119])

[114]) H. Lissauer, Beiträge zum Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 117, 1886, S. 113.

[115]) W. Bechterew, Ueber die hinteren Nervenwurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz des Rückenmarkes etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth., 1887, S. 126.

[116]) O. Kahler, Das Centralorgan des Nervensystems in K. Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre, 3. Auflage. Stuttgart, 1888, S. 127.

[117]) H. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig und Wien, 1888, S. 187.

[118]) L. Edinger, Ueber die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. Anat. Anzeiger, Jahrg. IV., 1889, S. 121. — Ferner:

Lenhossék,[120]) Flechsig,[121]) Oddi e Rossi,[122]) und Schaffer[123]) heranziehen möchte, schlechthin nichts enthalten ist. Aber in Betreff des Verlaufs, der relativen Stärke, der topographischen Anordnung der sensibeln Collateralenbündel, ihrer Vertheilung nach einzelnen Gruppen etc. finden wir darin schon in allen wesentlichen Punkten erschöpfende und genaue Darstellungen. So ist, um nur auf Einiges hinzuweisen, das Herantreten starker Faserbündel aus den Hintersträngen an die Vorderhörner, nachdem schon Gerlach seiner Zeit dieses Verhalten kurz angedeutet hatte, von mir, Waldeyer, Flechsig und Schaffer durch die Weigert'sche Methode schon in gehöriger Weise ans Licht gesetzt worden, so haben die Beziehungen der Hinterwurzelfasern zu den Clarke'schen Säulen seit Kölliker's erster hierhergehöriger Angabe vielfach, so neuerdings auch von Lissauer und Edinger Würdigung erfahren, so ist auch auf die Betheiligung der sensibeln Fasern an der Bildung der hinteren Commissur meinerseits (wohl zum ersten Mal) in früheren Arbeiten hingewiesen worden. All das war also schon früher zutreffend und genau geschildert; der Irrthum lag nur darin, dass all diese einstrahlenden Züge (bis Cajal) als direkte Fortsetzungen der Hinterwurzelfasern aufgefasst wurden, während wir nun wissen, dass es sich bei der Mehrzahl um Collateralen, um Seitenzweige der sensibeln Stammfasern handelt. Mit dieser „kleinen“ Correctur, die sich ja unschwer durchführen lässt, können alle jene Schilderungen, soweit sie das Gepräge richtiger Beobachtung an sich tragen, in den Rahmen unserer heutigen Auffassung als Details eingefügt und benützt werden; sie verlieren durch die neue Einsicht, die wir in diese Verhältnisse gewonnen haben, keineswegs an Werth, allerdings nur soweit sie sich auf topographische Momente, wie Verlauf, Gruppirung, Mächtigkeit der Faserbündel u. dergl. erstrecken. Was sich darin über den muthmasslichen Zusammenhang mit Nervenzellen (Clarke'schen Zellen, Hinterzellen des Petromyzonrückenmarkes u. s. w.) findet, muss freilich radical ausgeschaltet werden.

---

Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem. Deutsche mediz. Wochenschrift, Jahrg. 1890, No. 20.

[119]) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin aus d. Jahre 1888, S. 80. — Ferner: Ueber den Verlauf der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark des Menschen und d. Gorilla. Sitzungs-Ber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin 1889, S. 116.

[120]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung d. Markscheiden und den Faserverlauf im Rückenmark der Maus. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 33, 1889, S. 71. — Derselbe: Ueber den Verlauf der Hinterwurzeln im Rückenmark. Daselbst Bd. 34, 1890, S. 157. — Ferner: Hinterwurzeln und Hinterstränge. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Basel. Bd. IX., 1890, S. 86.

[121]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine Systemerkrankung? Neurolog. Centralblatt, Jahrg. IX., 1890, S. 33.

[122]) R. Oddi e U. Rossi, Sul decorso delle vie afferenti nel midollo spinale. R. Istituto di studi super. pratici in Firenze, 1891.

[123]) K. Schaffer, Vergleichend - anatomische Untersuchung über Rückenmarks-Faserung. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 38, 1891, S. 157.

Denn darüber sind wir nun zur Gewissheit gelangt, die Endigung der sensibeln Fasern im Marke ist (gewisse Hinterwurzelfasern beim Hühnchen abgerechnet) allenthalben eine freie. Hier liegt eine Thatsache von fundamentaler Bedeutung vor, aber auch eine Thatsache, die sich so sehr als

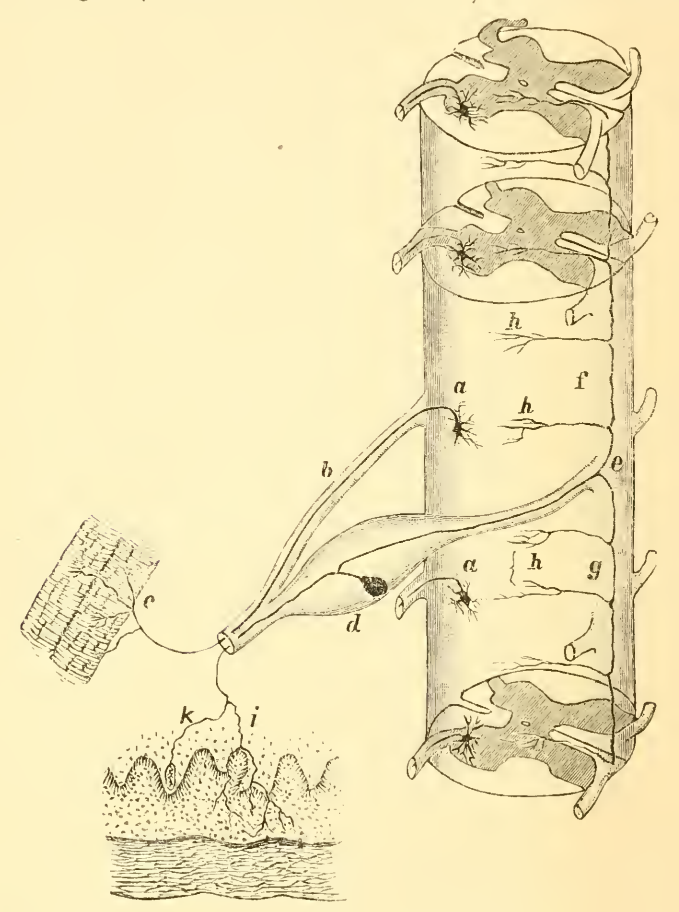



Fig. 24. Schematische Darstellung des Ursprungs, Verlaufs und der Endigung der motorischen und sensibeln Fasern, sowie der Beziehungen der sensibeln Collateralen zu den Ursprungszellen der vorderen Wurzeln. Das Rückenmark ist durchsichtig vorgestellt. Aus den motorischen Vorderhornzellen = a. entspringen die Fasern der vorderen Wurzel = b., deren Endigung an den quergestreiften Muskelfasern in Form kleiner Endbäumchen in = c. dargestellt ist. In dem im Verhältniss zum Rückenmark sehr stark vergrösserten Spinalganglion = d. ist nur eine einzige Unipolarzelle wiedergegeben, deren centraler Fortsatz als Hinterwurzelfaser in das Mark eindringt, sich bei = e. gabelig in die aufsteigende = f. und absteigende = g. Stammfaser theilt, die oben und unten nach Einbiegung in die graue Substanz frei endigen und unterwegs mehrere Collateralen = h. abgeben. Der peripher. Fortsatz der Spinalganglienzelle strebt als peripherische sensible Faser zur Haut, wo seine Endigung theils als nackte Endarborisation in der Epidermis = i. theils als Aufknäuelung in einem Meissner'schen Körperchen = k. zur Ansicht gebracht ist.

natürliche Consequenz in den ganzen Zusammenhang der Erscheinungen einfügt, dass uns jetzt nachträglich der Eifer, mit dem man bis zur letzten Zeit, obgleich schon im Besitze entscheidender Anhaltspunkte im Sinne unserer heutigen Er-

kenntniss, unaufhörlich nach einer direkten Einmündung von hinteren Wurzelfasern in Zellen des Markes fahndete, geradezu unbegreiflich erscheinen muss. Die Elemente der sensibeln Wurzeln haben ihren histogenetischen Ausgangspunkt und auch ihr trophisches Centrum nicht, wie die vorderen, im Marke selbst, sondern in kleinen davon abgetrennten Gruppen grauer Substanz: den Spinalganglien; aus den Nervenzellen dieser wachsen sie gleichsam als fremde Eindringlinge in das Rückenmark hinein, um sich darin in langem Verlaufe auszubreiten und mit ihren zahlreichen Verästelungen, mit ihren complicirt verzweigten, aber stets frei auslaufenden Endspitzen in umfassender und wirksamer Weise in die graue Substanz einzutauchen. Bis auf ihre entferntesten Ausbreitungen aber bleiben sie dem „trophischen“ Einflusse der Zellen, die ihnen zum Ursprunge dienen: den Elementen der Spinalganglien untergeordnet. Von diesen abgetrennt, fallen sie, von der Durchschnittsstelle aus in der Richtung ihres embryonalen Wachsthums fortschreitend, unaufhaltsam dem Zerfall anheim.

Vordere und hintere Wurzeln stellen, wie das Edinger mit Recht betont, keineswegs gleichwerthige Bildungen dar; direkt mit den motorischen Wurzeln vergleichbar sind höchstens die ersten Abschnitte der peripherischen sensibeln Nerven jenseits der Spinalganglien, die hinteren Wurzeln stellen schon centrale Verbindungen der ersten Gefühlscentren, der Spinalganglien, mit höheren Mittelpunkten der Empfindung, sowie mit den Heerden motorischer Impulse dar. — Die sensibeln Nerven des Rückenmarkes (und auch des Rautenhirns) können im Centralorgan bei dieser Sachlage keine „Ursprungskerne“ besitzen; das, was man bisher als solche aufgefasst hat (sensible Kerne des Vagus, des Glossopharyngeus, Clarke'sche Säulen u. s. w.), sind vielmehr Endkerne (His), Zellenansammlungen, die sich an den Stellen gruppiren, wo sich die sensibeln Collateralen in ihre Endzweige auflösen, um die durch diese dem Centralorgan zugeleiteten Erregungsströme aus erster Hand in sich aufzunehmen, und zwar in der Weise, dass sie ihre protoplasmatischen Verästelungen mit jenen sensibeln Endverzweigungen in engste Durchflechtung treten lassen. Die Gesammtausbreitung der sensibeln Faser im Marke erscheint uns unter dem Bilde eines enorm ausgedehnten Endbaumes von regelmässiger Anordnung: wir erkennen daran als Grundlage zwei longitudinale Stammfasern, die die Fortpflanzung der Erregung in der Längsrichtung — auf- und absteigend — besorgen. Da sie aber ihrer ganzen Länge nach in der weissen Substanz verlaufen, könnten sie an sich nur durch ihre beiden in die graue Substanz einlaufenden Endspitzen mit Nervenzellen in direkte Berührung kommen. Doch ist dafür gesorgt, dass sie mit der ganzen grauen Säule längs ihres Verlaufes in ausgiebigste Beziehung treten können, und zwar durch die Gegenwart zahlreicher Nebenästchen, die sie an diese successiv abgeben. Die Stammfaser lässt sich mit dem längs der Gasse gelegten Hauptrohr der Wasserleitung, die Collateralen mit den in die einzelnen Häuser hinein-

mündenden Nebenleitungen vergleichen. Jede Collaterale splittert sich im Bereich der grauen Substanz in divergirende Aestchen auf, die sich durch die Zellgruppen hindurchwinden und dadurch eine grössere Anzahl von Zellen in Erregung versetzen können. Diese Erregung kann sich aber noch weiter fortpflanzen durch die innigen Contaktbeziehungen, wodurch die ganze Zellensäule des Rückenmarkes gleichsam zu einem einheitlichen Leitungsapparat vereinigt ist. Auffallend sind die weiten Gebiete, die die sensible Faser durch ihre inneren Fortsetzungen wirksam beherrschen kann. So wird eine Hinterwurzelfaser, die das Lendenmark betritt und ihren oberen Theilungsschenkel unter continuirlicher Abgabe von Collateralen bis in das verlängerte Mark emporziehen lässt, fast auf die gesammte graue Säule des Rückenmarkes einwirken können. Angesichts dieses Umfanges der centralen Perception können wir uns die Möglichkeit einer Abschätzung der Einwirkungsstelle des äusseren Reizes nur dadurch vorstellen, dass die Erregung den ersten Collateralen am intensivsten mitgetheilt wird und sich in den folgenden Collateralen mehr und mehr erschöpft.

Die Nervenzellen des Rückenmarkes. Für die Eintheilung der Rückenmarkszellen lag bis zur letzten Zeit kein anderer annehmbarer Anhaltspunkt vor, als deren Lage und Anordnung in der grauen Substanz. Stilling, Stieda, Gerlach, Schwalbe, Obersteiner und vor Allen Waldeyer[124]) haben die Art und Weise, wie sich die Nervenzellen gruppiren, durch die ganze Ausdehnung der grauen Säulen mit grosser Sorgfalt verfolgt und darauf eine topographische Eintheilung derselben gegründet. Dies war die einzige Möglichkeit einer Classification der medullaren Nervenzellen. Zwar wurde von mancher Seite noch auf gewisse Unterschiede in der Färbbarkeit Gewicht gelegt, von anderer wieder wurden physiologische Momente geltend gemacht, indem die Zellen der Hinterhörner als sensible Elemente den in den Vorderhörnern enthaltenen motorischen gegenübergestellt, ja manche Nervenkörper des Rückenmarkes sogar als „sympathische“ aufgefasst wurden, allein keiner dieser Eintheilungsversuche vermochte sich Geltung zu verschaffen. Sie dürfen eine solche auch nicht beanspruchen, denn Färbungsunterschiede geben wohl für eine Eintheilung, auch wenn sie sich als constant herausstellen sollten, was hier mehr als fraglich ist, kein geeignetes Fundament ab, was aber das physiologische Eintheilungsprincip betrifft, so sind wir bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, selbst nach den Aufschlüssen, die uns die letzten Jahre brachten, noch weit entfernt davon, jeder Rückenmarkszelle ihre Rolle im Mechanismus nervöser Vorgänge zuweisen zu können und somit beruht eine derartige Classification auf durchaus hypothetischem Boden.

---

[124]) W. Waldeyer, Das Gorilla-Rückenmark. Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Aus d. Jahre 1888, S. 91.

Allein wer sollte es nicht zugestehen, dass die bisher einzig berechtigte Unterscheidung der Nervenzellen, die nach ihrer Lage, so unentbehrlich sie auch für die Zwecke der Beschreibung ist, der Forderung, die wir billiger Weise an eine rationelle Classification stellen müssen, dass sie nämlich auf wesentliche Momente gegründet sei, nicht entsprechen kann. Können doch in derselben Gruppe Nervenzellen von sehr verschiedener Dignität vereint sein, wie ja das auch zuerst Golgi thatsächlich nachgewiesen hat.

Erst die Aufklärungen, die uns die Golgi'sche Methode brachte, setzten uns in den Stand, der Eintheilung ein Princip zu Grunde zu legen, das jener Forderung beträchtlich näher kommt. Dieses Princip ist das Verhalten des Nervenfortsatzes. Schon früher waren allerdings manche Thatsachen nach dieser Richtung hin beigebracht worden. Mit Sicherheit kannte man das Schicksal der Nervenfortsätze der motorischen Vorderhornzellen, man vermuthete auch die Wege, die die aus den Clarke'schen Säulen entspringenden Fasern einschlagen. Allein für die meisten Zellen ist der Nachweis dieser Verhältnisse erst durch die Golgi'schen Bilder ermöglicht worden. Was das Wichtigste ist: es handelt sich dabei nicht um Conjecturen, sondern um handgreifliche Bilder, positive Thatsachen. Man sieht an gelungenen Golgi'schen Praeparaten den Nervenfortsatz, durch bestimmte Kennzeichen markirt, leicht erkennbar aus der Zelle auftauchen und kann seinen Spuren durch die graue Substanz hindurch unschwer folgen. Freilich ist das nicht an jeder Zelle ein und desselben Querschnittes möglich, allein nach der Vergleichung und sorgfältigen Prüfung vieler Schnitte wird man doch für alle Zellkategorien die Hauptrichtung des Fortsatzes feststellen können. Das menschliche Mark (Foeten von 20—40 Ctm. L.) ist nach meinen Erfahrungen in dieser Beziehung durchaus nicht ungeeignet, vielmehr scheinen sich hier die Nervenfortsätze besonders leicht zu impraegniren.

Sehen wir nun, wie man auf dieser Grundlage die ihrem Wesen nach verschiedenen Nervenzellen des Rückenmarkes auseinanderhalten könnte.

Zunächst nehmen die Zellen, aus denen die Fasern der vorderen Wurzeln (beim Hühnchen auch die von mir und Cajal nachgewiesenen „motorischen" Hinterwurzelfasern) entspringen, allen anderen gegenüber eine Sonderstellung ein. Sie sind die einzigen Elemente im Marke, die den Export von Nervenfasern aus dem Centralorgan nach der Peripherie hin vermitteln. Mit den, freilich streng genommen nicht mehr zu dem Rückenmarke zu zählenden Spinalganglienzellen, die wieder für den Import von Fasern in das Mark wichtig sind, daneben allerdings auch für den Export sensibler Leitungsbahnen in die Empfindungsgebiete des Körpers, stellen sie in functioneller Hinsicht eine besondere Zellkategorie dar, eine Gattung von Zellen, die durch ihre Fortsätze den Aussenverkehr des Rückenmarkes besorgen. Diesen gegenüber erscheint die ganze grosse

Masse der übrigen Rückenmarkszellen zu einer zusammengehörigen Gruppe verknüpft durch die entscheidende gemeinsame Eigenschaft, dass sie mit ihrer ganzen Ausbreitung, mit dem Gesammtverlauf ihres Nervenfortsatzes dem Rückenmarke oder richtiger dem Centralnervensystem angehören. Wir haben es hier also mit Eigenzellen des Markes zu thun, mit Elementen, deren Bestimmung blos den Binnenverkehr des Centralorgans umfasst, die blos der Aufgabe dienstbar sind, die ihnen mitgetheilte Erregung innerhalb des Markes weiter fortzupflanzen, sie auf andere Zellgruppen zu übertragen.

Aber diese Eigenzellen weisen wieder mannigfache Verhältnisse auf. Für ihre weitere Unterscheidung ist zunächst die Länge des Nervenfortsatzes oder physiologisch gesprochen, der Umfang des Gebietes, das sie wirksam beherrschen, werthvoll. Auf dieser Grundlage zerfallen sie in zwei Kategorien. In die erste gehören die Zellen, deren Wirkungsfeld auf ihre nächste Umgebung beschränkt ist. Wir sehen bei ihnen den Fortsatz schon in der Nähe der Zelle, innerhalb der Grenzen der grauen Substanz, sich ausserordentlich fein aufsplittern. Sie begnügen sich damit, zwischen den in ihrer Nachbarschaft befindlichen Zellen functionelle Beziehungen herzustellen. Aber auch hier ist eine Trennung vorzunehmen. Bei den meisten hierhergehörigen Zellen löst sich der Ausläufer unmittelbar nach seinem Ursprunge, auf derselben Seite der grauen Substanz, in seine Endreiserchen auf, so dass der Zellkörper gleichsam eingepflanzt ist in die Verästelung seines eigenen Nervenfortsatzes, aber es giebt auch Elemente (sehr spärlich), bei denen der Ausläufer erst nach Ueberschreitung der Mittellinie durch die vordere Commissur in den grauen Säulen der anderen Seite, aber noch in derselben Querebene des Rückenmarkes, seinem Endschicksal, der Aufsplitterung, anheimfällt. Die ersteren stellen die eigentlichen Golgi'schen Zellen dar, während die letzteren als Commissurzellen mit kurzem Nervenfortsatz oder Golgi'sche Commissurzellen bezeichnet werden mögen.

Bei der anderen Kategorie der Eigenzellen des Markes umfasst der Fortsatz ein längeres Gebiet und muss daher die graue Substanz verlassen und in die den Fasern zum Längsverlauf zugewiesene Abtheilung des Markes, die weisse Substanz, einlenken, deren Stränge sich hauptsächlich aus diesen Fortsätzen aufbauen. Hieran knüpft die Bezeichnung an, unter der Cajal und im Anschluss an ihn v. Kölliker und van Gehuchten diese Gruppe zusammenfassten: „Strangzellen", Cellules des cordons. Hier wird sich die weitere Unterscheidung an ein topographisches Moment anzulehnen haben, daran nämlich, in welchen Abschnitt des Markmantels der Fortsatz der betreffenden Zelle zum Längsverlaufe einmündet, und man gelangt auf dieser Grundlage zunächst zur Aufstellung von zwei Formen: 1) von Zellen, deren Fortsatz die vordere Commissur überschreitet, um erst in der weissen Substanz der gekreuzten Seite die longitudinale Richtung

einzuschlagen; 2) von Zellen, die ihren Ausläufer in die weisse Substanz derselben Seite eintreten lassen, ungetheilt oder auch nach Cajal's Entdeckung in zwei oder mehr Aeste gespalten, und zwar werden die hierhergehörigen Zellen je nach der Abtheilung des Markmantels, zu der sie in Beziehung treten, als Strangzellen des Vorder-, des Seiten- oder des Hinterstranges aufgefasst. In die Kategorie der Strangzellen des Seitenstranges gehören unter Anderen die Elemente der Clarke'schen Säulen. Eine Mittelstellung zwischen den beiden Unterabtheilungen 1) und 2) nehmen jene von Cajal beim Hühnchen nachgewiesenen interessanten Zellen ein, deren durch gabelige Theilung verdoppelte Axencylinder den einen Theilungsast in der vorderen Commissur auf die andere Seite sendet, den anderen in die weisse Substanz derselben Seite eintreten lässt. Hier handelt es sich also um Combinationsformen.

Stellen wir die dargelegte Eintheilung, in der wohl alle bisher ermittelten Zellformen des Rückenmarkes berücksichtigt sein dürften, mit einigen erst in der Folge zu besprechenden Zusätzen übersichtlich zusammen:

Eintheilung der Rückenmarkszellen.

I. Motorische Nervenzellen.

II. Zellen mit langem Nervenfortsatz oder Zellen der Stränge:
   1) Commissurenzellen;
   2) Zellen der Stränge s. str.;
      a) Vorderstrangzellen;
      b) Seitenstrangzellen (Mittelzellen, Seitenhornzellen, Stilling-Clarke'sche Zellen, solitäre Hinterhornzellen, Zonalzellen);
      c) Hinterstrangzellen: $\alpha$) einfache Formen, $\beta$) Uebergangsformen zu dem Golgi'schen Zelltypus;
   3) Cajal'sche Combinationsformen zwischen 1) und 2) (Zellen mit getheiltem Nervenfortsatz);

III. Zellen mit kurzem Nervenfortsatz:
   1) Golgi'sche Zellen der Hinterhörner;
   2) Golgi'sche Commissurzellen.

Indem ich nun zur Einzelbetrachtung all' dieser Zellenkategorieen schreite, scheint es mir zweckmässig, sie in etwas anderer Reihenfolge die Revue passiren zu lassen, als sie in dieser Zusammenstellung aufgeführt sind.

1) Motorische Zellen. (S. Fig. 16 und Tafel II.) Das Wesentlichste darüber wurde schon auf den ersten Seiten dieses Abschnittes mitgetheilt. Hier nur noch einige topographische Nachträge. Keine andere Zellkategorie des Markes zeigt eine so strenge Beschränkung auf eine umgrenzte Zellengruppe, wie diese. Wenn Golgi „Zellen, welche ihren Nervenfortsatz in

die vorderen Wurzeln hineinsenden, an jeder Stelle der grauen Substanz" findet, so ist dies ein Irrthum, wohl durch die Verwechslung mit Strangzellen der Vorderstränge bedingt. Wie schon früher betont, entspringen die vorderen Wurzeln ausschliesslich aus den grossen motorischen Vorderhornzellen derselben Seite. Auf letzteres sei nochmals Nachdruck gelegt, angesichts gewisser schematischer Abbildungen aus allerjüngster Zeit, worin man Vorderwurzelfasern durch die vordere Commissur hindurch von der anderen Seite herkommen sieht, was durchaus unzutreffend ist. Die motorischen Zellnester treten (namentlich bei Foeten) ausserordentlich scharf markirt, gleichsam als besondere Ganglien aus dem Querschnitt des Rückenmarkes hervor. Dass sie in der Längsrichtung, den Ursprungsgebieten der einzelnen Wurzeln entsprechend, einen segmentalen Charakter erkennen lassen, wissen wir seit Schiefferdecker,[125]) Schwalbe[126]) und Waldeyer. Sie begreifen nur motorische Zellen in sich, eine „Vermischung" verschiedener Gattungen von Zellen liegt hier nicht vor. Im obersten Halsmark und im Brustmark handelt es sich dabei um eine einzige Zellenkolonie. Nicht so im Bereich der Anschwellungen; hier tritt stets eine Zerklüftung auf, und zwar erscheint als Grundtypus eine Gliederung in zwei wohlgetrennte Gruppen: eine vordere mediale und eine hintere laterale, wovon die letztere etwas ansehnlicher ist. Am schönsten tritt uns die Trennung im Lendenmark entgegen. Die beiden Gruppen wurden zuerst von Gerlach[127]) in richtiger Weise auseinandergehalten. Gerlach unterschied eine mediale — unsere Commissurengruppe — und eine laterale Vorderhornzellengruppe, letztere, die unsere motorischen Zellen umfasst, theilte er in eine vordere und hintere. Aehnlich lauten die Darstellungen von Beisso,[128]) Huguenin,[129]) Kahler und Pick[130]) und vor Allem auch die umfassenden Angaben Waldeyer's (a. a. O. S. 91). Letzterer schildert die beiden Zellnester als lateral-vordere und lateral-hintere Vorderhorngruppe. Ihm schloss sich Kaiser[131]) an. Mit dem Nachweis des Verhaltens des Axencylinderfortsatzes empfiehlt es sich aber, diese einfach topographischen Namen durch bezeichnendere zu ersetzen und nunmehr von einer medial-vorderen und lateral-hinteren motorischen Gruppe zu reden.

---

[125]) P. Schiefferdecker, Beiträge z. Kenntniss des Faserverlaufs im Rückenmarke. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 10, 1874, S. 471.

[126]) G. Schwalbe, Lehrbuch der Neurologie, Erlangen 1881, S. 384.

[127]) J. Gerlach, Von dem Rückenmark, Stricker's Handbuch, Bd. II., S. 688.

[128]) T. Beisso, Del midollo spinale. Genova 1873.

[129]) Huguenin, Allgemeine Pathologie der Krankheiten des Nervensystems. I. Allgemeine Einleitung. Zürich 1873.

[130]) A. Pick und O. Kahler, Weitere Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Central-Nervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. X., 1880, S. 353.

[131]) O. Kaiser, Die Functionen der Ganglienzellen des Halsmarkes. Gekrönte Preisschrift. Haag, Mart. Nijhoff, 1891, S. 71.

2) Commissurenzellen. (Tafel II.) Mit diesem von Cajal eingeführten Namen bezeichnen wir die Nervenkörper, deren Fortsatz durch die vordere Commissur hindurch in den Vorder-Seitenstrang der anderen Seite einlenkt, um darin die Längsrichtung einzuschlagen. Die hierher gehörigen Elemente treten ontogenetisch früher auf, als die meisten anderen Zellen des Markes; die Mehrzahl der Zellen, die man bei jungen Hühner- oder Salachierembryonen mit der Chromsilberfärbung darzustellen vermag, stellen solche dar und der Complex ihrer Fortsätze macht sich schon in früher Periode der Entwickelung, auch bei gewöhnlichen Färbungen, als ein ansehnliches, den Centralkanal von der ventralen Seite her bogenförmig umsäumendes Bündel, das halbkreisförmige Stratum von Hensen oder die Formatio arcuata von His, bemerkbar. In der Anordnung der Commissurenzellen herrschen, wie es scheint, je nach den einzelnen Thieren Unterschiede vor. Bei Vögeln, Amphibien und auch kleineren Säugern liegen sie nach den wiederholten Versicherungen Golgi's, Cajal's[132]) und Cl. Sala's[133]) über alle Theile der grauen Substanz regellos verbreitet, beim Menschen aber finde ich, dass dies keineswegs der Fall ist, vielmehr erscheinen sie hier an bestimmte Gebiete der grauen Substanz geknüpft, deren Grenzen sie nie überschreiten. Zunächst bilden sie im medialen Winkel der Vorderhörner eine ansehnliche, sehr in die Augen springende Zellgruppe, die zwar schon von vielen anderen Forschern gesehen und auch von manchen, wie Laura,[134]) Pick[135]) und Mayser[136]) in ihrer Beziehung zur vorderen Commissur richtig erkannt, zuerst aber von mir bei der Maus und dem menschlichen Embryo[137]) durch den ihr gebührenden Namen „Commissurengruppe" gekennzeichnet wurde. Am schärfsten hebt sie sich als selbstständiger Kern im unteren Dorsalmark und im Lendenmark, namentlich im ersteren (dem Gebiet der Clarke'schen Säulen) hervor; hier erscheint sie von den motorischen Zellenanhäufungen durch eine breite zellenarme Zone, sowie auch durch eine charakteristische Einbuchtung des vorderen Contours der Vorderhörner geschieden. Auch in der Halsanschwellung ist sie als besondere Gruppe nachweisbar, während sie sich allerdings im Dorsalmark ohne scharfe Grenze an die motorischen Zellen

---

[132]) S. R. y Cajal, Sur l'origine et les ramifications des fibres nerveuses de la moëlle embryonnaire. Anat. Anz., Jahrg. V., 1890, S. 95.

[133]) Cl. Sala, Estructura de la médula espinal de los batracios. Barcelona, 1892, p. 12.

[134]) G. B. Laura, Sur la structure de la moëlle épinière. Archives italiennes de Biologie. Tome I., 1882.

[135]) A. Pick, Beiträge z. normalen und pathologischen Anatomie des Centralnervensystems. Archiv f. Psychiatrie, Bd. VIII., 1878, S. 288.

[136]) P. Mayser, Experimenteller Beitrag z. Kenntniss des Baues des Kaninchenrückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. VII. u. Bd. IX.

[137]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden und den Faserverlauf im Rückenmark der Maus. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 33, 1889, S. 81.

anschliesst. Unsere Commissurengruppe deckt sich mit der „medialen Vorderhorngruppe“ der meisten Autoren; am genauesten geschildert und abgebildet in Lage, Ausdehnung und Mächtigkeit für Mensch und Gorilla finden wir sie bei Waldeyer (a. a. O. S. 92), der sie als „mediale vordere Gruppe der Vorderhornzellen“ bezeichnet. Unter demselben Namen weist sie auch O. Kaiser (a. a. O. S. 72) bei dem Menschen und einer Anzahl von Säugethieren als „ununterbrochene Säule“ nach; wenn aber dieser Autor sie eben aus diesem Grunde zu der in analoger Weise über ein längeres Gebiet ausgedehnten Längsmuskulatur des Rückens in Beziehung bringt, so ist das irrthümlich oder zumindest haltlos. Denn wir haben es hier nicht, wie Kaiser meint, mit motorischen Elementen, d. h. Ursprungskörpern vorderer Wurzelfasern, zu thun, sondern mit Zellen, die ihre Fortsätze in die vordere Commissur und durch deren Vermittelung in die weisse Substanz der gekreuzten Seite gelangen lassen, deren functioneller Charakter also einstweilen nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann.

Nach hinten findet die sonst so scharf markirte Zellengruppe keinen bestimmten Abschluss, vielmehr sehen wir sie hier im Zusammenhange mit einer Reihe von Zellen, die sich längs des medialen Randes der Vorderhörner, ein streifenförmiges Gebiet von diesen in Anspruch nehmend, in weniger dichter Anordnung, kettenartig aneinandergefügt gegen die centralen Theile der grauen Substanz erstrecken. Es scheint mir nicht gerechtfertigt, diesen Zellen, die gleichfalls Commissurenzellen repräsentiren, den Rang einer besonderen Gruppe beizulegen, wie es Waldeyer durch die Bezeichnung „mediale hintere Zellen der Vorderhörner“ thut, vielmehr möchte ich ihren Complex einfach als die hintere, etwas aufgelockerte Fortsetzung der Commissurengruppe aufgefasst wissen.

In noch viel weniger dichter Anordnung und auch schon mit Strangzellen reichlich untermischt treten uns ferner Commissurzellen in direktem Anschluss an die Commissurengruppen der Vorderhörner in weiter hinten gelegenen Ebenen, an der Wurzel der Vorderhörner zu beiden Seiten der vorderen Commissur und dann auch im mittleren Abschnitt der grauen Substanz, seitlich vom Centralkanale, entgegen. Die die Commissur und den Centralkanal im engeren Umkreise umgebende Zone ist ausschliesslich für sie reservirt, aber sie verlagern sich auch weiter nach aussen, wo sie dann schon den Raum mit Zellen anderer Gattung theilen müssen. Von den „Mittelzellen“ des Rückenmarkes gehören viele hierher. Immerhin aber ist zu betonen, dass sie nicht über die gesammte Breite der Mittelzone verstreut sind, sondern nur deren medialer und vorderer Abtheilung angehören. In der Querrichtung überschreiten sie wohl kaum die sagittale Halbirungslinie der Vorder - Hintersäulen, in der sagittalen nie die Querebene durch den hinteren Rand des Centralkanales. Vollkommen vermisst werden sie (meine Angaben beziehen sich natürlich nur auf das menschliche Rücken-

mark und spec. auf dessen Lendentheil): 1) im grössten Theil der Vorderhörner, wovon sie nur den medialen Abschnitt in Anspruch nehmen; 2) im Seitenhorn und, wo ein solches nicht als besondere Bildung zum Ausdrucke kommt, dem entsprechenden Abschnitt der grauen Substanz, und 3) in der ganzen hinteren Hälfte des Rückenmarkes, wenn man die Halbirungs-Ebene durch den hinteren Rand des Centralkanales gelegt annimmt. Auf den Mangel von Commissurenzellen im gesammten Hinterhorn sei noch besonders hingewiesen; denn hier liegt ein Factum vor, wodurch das Rückenmark des Menschen und der höheren Säuger zu dem von anderen Wirbelthieren und kleineren Säugern in einen gewissen Gegensatz tritt. Wie zuerst Edinger[138]) nachwies, sieht man bei gewissen Fischen (Trygla) und Amphibien (Rana) Fasern aus den Hinterhörnern auftauchen, die sich nach Durchsetzung der vorderen Commissur dem gekreuzten Vorderseitenstrang beigesellen. Die Edinger'schen Fasern wurden neuerdings durch Cajal beim Hühnchen, durch Sala bei Rana mit der Golgi'schen Methode bestätigt und auch in ihrer Bedeutung ins Licht gesetzt durch den Nachweis, dass es sich um die Nervenfortsätze von Commissurenzellen handelt, die in weiter hinten gelegene Gebiete der grauen Substanz gerückt sind. Bei höheren Säugern aber und namentlich beim Menschen giebt es solche Fasern und Zellen entschieden nicht; die vordere Commissur empfängt hier, wie man aus Tafel III. ersieht, alle ihre Bestandtheile von vorn und von der Seite her, d. h. aus dem medialen Bezirk der Vorderhörner und der Mittelzone der grauen Substanz, von hinten aber gewiss keine einzige Faser. — Aber auch für die Thiere, wo sie unzweifelhaft nachgewiesen sind, vermag ich es nicht recht einzusehen, warum Edinger gerade diesen Fasern resp. Zellen einen so hervorragenden Antheil vor anderen Commissurenzellen an der centripetalen Fortleitung sensibler Reize beilegt; wissen wir doch, dass die sensiblen Collateralen fast alle Theile der grauen Substanz, selbst die Vorderhörner mit ihren Endbäumchen durchflechten; sie können daher zu den Commissurenzellen Beziehungen eingehen, wo immer diese liegen. Will man also den in Edinger's Anschauungen ausgesprochenen anregenden Grundgedanken beibehalten, so kann das nur in etwas modificirter Form geschehen, d. h. durch Ausdehnung der von Edinger nur für die von hinten kommenden Commissurenfasern beanspruchten Rolle auf alle Elemente der vorderen Commissur, auf alle Commissurenzellen, in welcher Form die Hypothese einen plausibleren Charakter annimmt.

Die Commissurenzellen sind alle von geringerem Umfang, als die motorischen Vorderhornzellen, doch giebt es darunter

---

[138]) L. Edinger. Vergleichend-entwickelungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche des Central-Nervensystems. Anat. Anz. Jahrg. IV, 1889. S. 121. — Ferner: Einiges vom Verlaufe der Gefühlsbahnen im centralen Nervensystem. Deutsch mediz. Wochenschr. 1890. No. 20.

auch ziemlich ansehnliche Exemplare. Auch ihre Form wechselt. Die in der „Commissurengruppe“ der Vorderhörner befindlichen und die sich daran hinten bis zur vorderen Commissur anschliessenden Zellen erscheinen der Mehrzahl nach von länglicher Gestalt, mit der Axe sagittal gestellt, ihre Dendriten oft in ein vorderes und hinteres Büschel geordnet; weiter nach hinten gewinnt die Sternform die Oberhand, doch kommen hier ebenso auch spindelige, in beliebiger Richtung geneigte, wie dort mehr gedrungene Formen zur Beobachtung; weder hier noch dort handelt es sich also um ein durchgreifendes Verhalten. Bei den typischen, d. h. dem Durchschnittsverhalten entsprechenden Exemplaren ist die Zahl der Dendriten beschränkt und auch ihre Verästelungsweise sehr einfach, daher diese Zellen leicht zu überblicken und bildlich wiederzugeben sind; dafür aber lassen ihre Aeste einen sehr gestreckten, geraden und langen Verlauf erkennen, so dass sie oft weite Gebiete des Markes umspannen. Es ist das ein Typus, der, wie wir sehen werden, nicht nur für die Commissurenzellen, sondern für die Strangzellen im Allgemeinen als Durchschnittsform maassgebend ist. Die im medialen Abschnitt der Vorderhörner befindlichen Commissurenzellen strecken ihre Dendriten nicht selten in die weisse Substanz hinein.

Der Nervenfortsatz entspringt entweder direkt vom Zellkörper oder häufiger von einem Dendritenstämmchen und zieht gewöhnlich unter schwach welligem Verlauf (die von vorne kommenden Fasern zeigen einen besonders gestreckten Gang), manchmal auch unter stärkeren Biegungen zur vorderen Commissur, die er, schief nach vorn ansteigend, hübsch bogenförmig, unter Bildung einer Kreuzungsfigur in der Mittellinie durchsetzt, um sofort in den unmittelbar davor gelegenen Abschnitt der Vorderstränge einzumünden. Hier sehen wir ihn dann auf dem Querschnitte oft noch weiter nach vorn ziehen, sei es als zusammenhängende Faser, sei es in Form zahlreicher, durch den schiefen (wahrscheinlich aufsteigenden) Verlauf bedingter Bruchstücke.

Ueber die Art und Weise des Verhaltens der Fortsätze in der weissen Substanz verdanken wir R. y Cajal wichtige Aufschlüsse, die für die Strangzellen im Allgemeinen gelten. Cajal wies nach (Anat. Anz. V. S. 112), dass deren Uebergang in die Längsfasern der Stränge auf zweierlei Weise erfolgen kann: entweder durch direkte Umbiegung (wie dies Golgi zuerst sah), wobei es Cajal schien, als würden sich die meisten cerebralwärts wenden, oder durch T-förmige Theilung in einen auf- und absteigenden Schenkel von oft verschiedenem Kaliber. Auch v. Kölliker und v. Gehuchten bestätigen das Vorkommen dieser Bifurcation, deren Nachweis von hohem Interesse ist, indem dadurch auch gewisse Erscheinungen der secundären Entartung, spec. das gleichzeitige Vorkommen auf- und absteigender Degeneration in denselben Systemen der weissen Substanz bei partiellen Zerstörungen des Rückenmarkes, ihre Erklärung finden können. Ich kenne das von

Cajal nachgewiesene Verhalten am genauesten vom Hühnchen und von Salachierembryonen, wo jene Bifurcation sowohl an Längs- wie an Querschnitten als häufige Erscheinung sehr deutlich zur Anschauung kommt. Das schon ziemlich complicirte Rückenmark menschlicher Foeten ist zur Verfolgung dieser Verhältnisse weniger geeignet, immerhin gelang es mir hin und wieder auch hier, das T-förmige Verhalten beim Uebergang der Nervenfortsätze in die Fasern der weissen Substanz nachzuweisen.

Der Nervenfortsatz der Commissurenzellen erscheint in der Mehrzahl der Fälle ganz unverästelt. Nur ab und zu gewahrt man einige — 1 bis 3 — zarte Zweigchen daran, und zwar an dem Abschnitt vor der Commissur oder in dieser selbst. R. y Cajal[139]) und v. Gehuchten[140]) beschreiben und zeichnen bei Säugern ansehnliche Collateraläste, die die Commissurenfasern jenseits ihrer Kreuzungsstellen bei ihrer Einmündung in den Vorderstrang rückläufig an das Gebiet der vorderen Commissur abgeben sollen. Im menschlichen Rückenmarke gelang es mir nicht, solche Aeste nachzuweisen; überhaupt möchte ich hier die Commissurzellen im Vergleich zu den anderen Strangzellen als unverzweigt charakterisiren. Längere Seitenäste gehören zu den grössten Seltenheiten.

Aber nicht alle Fasern, die aus Commissurenzellen der grauen Substanz entspringend, die vordere Commissur passiren, lenken in die weisse Substanz ein. Bei Pristiurus, einem Selachier, sowie auch bei neugeborenen Meerschweinchen und Kaninchen gelang es mir in seltenen Fällen, Zellen nachzuweisen, deren Fortsatz sich, abweichend von dem Verhalten der übrigen Commissurenfasern, jenseits der Kreuzungsstelle in die graue Substanz des Vorderhorns der entgegengesetzten Seite begab,

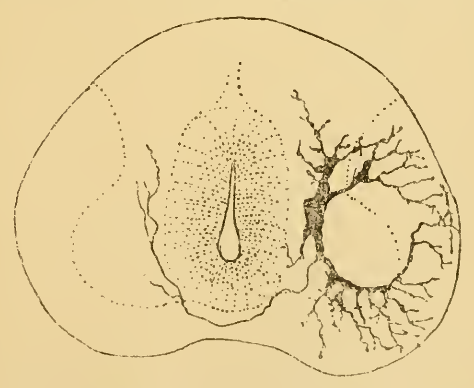


Fig. 25. Aus dem Rückenmarke eines 30 mm l. Pristiurusembryo. Commissurenzelle, deren Fortsatz sich in der grauen Substanz der anderen Seite verästelt.

---

139) R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal. Barcelona 1890, p. 15.

140) A. van Gehuchten, La Structure des Centres nerveux. La Cellule, Tome II., 1891, p. 81.

um sich darin gleich in eine Anzahl von Endästen aufzulösen. Die ersten Angaben über solche Fasern finden wir schon bei Golgi.[141] Es handelt sich also um Commissurenzellen, die in die Kategorie der Zellen mit kurzem Nervenfortsatz gehören; Fig. 25, aus dem Rückenmarke des Pristiurus, beleuchtet deren Verhalten. Beim Menschen freilich gelang es mir bis jetzt nicht, derartige Formen ausfindig zu machen. Als hierher gehörig möchte ich die Faser a in der Fig. 16 der van Gehuchten'schen Arbeit deuten.

Hier mögen auch jene schon bei der Besprechung der Eintheilung der Rückenmarkszellen berührten Formen ihren Platz finden, die sich in Lage und Form wie Commissurenzellen verhalten, mit dem Unterschiede aber, dass der Ausläufer noch vor der Commissur einer Theilung unterliegt und nur den einen Theilungsast in den gekreuzten Vorderstrang gelangen lässt, während der andere in die weisse Substanz derselben Seite eintritt. Wir

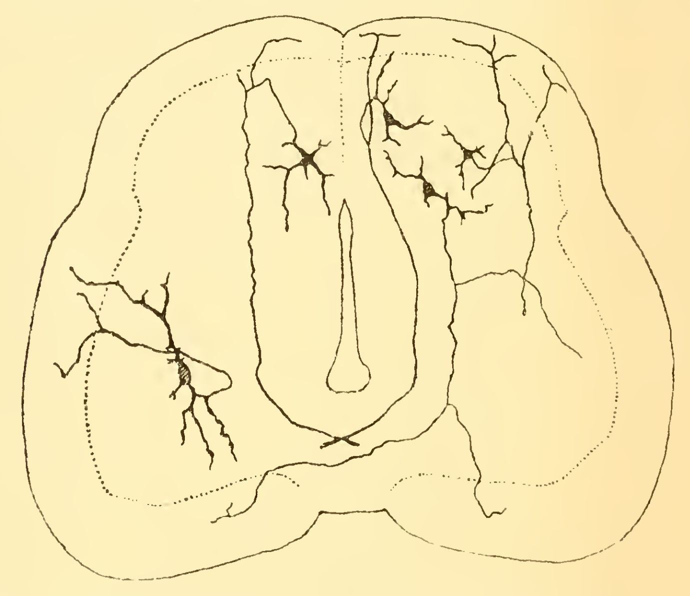


Fig. 26. Querschnitt des Rückenmarks eines 8tägigen Hühnerembryo nach R. y Cajal. (Anat. Anzeiger, Jahrgang V., 1890, S. 35). Strangzellen und Commissurenzellen mit T-förmig getheiltem Nervenfortsatz. In der vorderen Commissur 2 im Wachsthum begriffene Fasern mit Wachsthumskeule.

verdanken die Kenntniss dieser Combinationsformen R. y Cajal, der sie beim Hühnchen nachgewiesen und durch mehrere lehrreiche Abbildungen vergegenwärtigt hat, wovon eine in der beistehenden, schon einmal reproducirten Figur 26 wiedergegeben ist. Hier sehen wir also Zellen, die durch die Theilungsäste ihres Fortsatzes und deren Collateralen auf beide Hälften der grauen Substanz gleichzeitig einwirken können.

---

[141]) C. Golgi. Ueber den feineren Bau des Rückenmarkes. Anat. Anzeiger. Jahrg. V. 1890. S. 380.

3) Strangzellen des Vorder- und Seitenstranges. (S. Tafel III.) Hierher gehört die überwiegende Mehrzahl der in die graue Substanz des Rückenmarks eingebetteten Nervenzellen. Theils zerstreut, theils zu Gruppen angeordnet, bevölkern sie alle Theile der grauen Substanz, mit Ausnahme der Stellen, die durch die motorischen Gruppen und die Commissurengruppen der Vorderhörner in Anspruch genommen sind, sowie auch mit Ausnahme der unmittelbaren Umgebung des Centralkanales. Ihr Hauptsitz, wo sie am zahlreichsten beisammen liegen, ist die mittlere Zone der grauen Substanz, d. h. das ganze ansehnliche Gebiet zwischen Vorder- und Hinterhörnern, nur dessen medialsten Abschnitt abgerechnet, den sie den Commissurenzellen überlassen. Von hier aus erstrecken sie sich aber sowohl in die Vorder- wie Hinterhörner hinein, bilden an der Wurzel der letzteren als Clarke'sche Säulen besondere Anhäufungen, sammeln sich im Seitenhorn zu einer wohlumgrenzten Gruppe u. s. w. Est ist nicht möglich, über Grösse und Form der Vertreter dieser Zellkategorie etwas allgemein gültiges auszusagen, in jeder Beziehung lassen sich Ausnahmeformen finden, die eine dogmatische Charakteristik Lügen strafen würden. Im Allgemeinen gehören sie zu den mittleren und kleinen Zellen des Markes, doch kommen hin und wieder Exemplare zur Beobachtung, die an Grösse den motorischen Zellen wenig nachstehen. Viele Zellen sind von gleichmässig eckigem, strahlenförmigem Habitus, andere aber spindelförmig in die Länge gezogen, und dann mit der Axe in jeder beliebigen Richtung eingestellt. Der Typus ihrer Dendriten ist für die Mehrzahl derselbe, wie er oben für die Commissurenzellen geschildert wurde, d. h. sie besitzen nicht besonders zahlreiche und nur schwach verästelte, aber lange und weit ausgestreckte Aeste. Wir finden diese Zellen, wie erwähnt, theils einzeln, theils zu Gruppen vereinigt, doch ist zu bemerken, dass diese Gruppen mit Ausnahme der Clarke'schen Säulen keine Einheiten im Sinne eines durchaus gleichartigen Verlaufs ihrer Nervenfortsätze bilden, denn, wie schon Golgi gezeigt hat, können knapp neben einander befindliche Zellen ihre Ausläufer in weit auseinander liegende Bezirke der weissen Substanz senden. Die zahlreichen Nervenfortsätze, die aus dieser Zellengattung entspringen, kreuzen sich häufig innerhalb der grauen Substanz, beschreiben wellenförmige oder eckige Biegungen, ja bilden oft förmliche Schlingen, wie bei Zelle 2 der Tafel III., und lenken auch vielfach in tiefer und höher gelegene Querebenen über, weshalb natürlich nur ein Theil davon an ein und demselben Schnitt bis zur weissen Substanz verfolgt werden kann. Jeder gelungene Schnitt wird indess eine Anzahl von Strangzellen darbieten, wo diese Verfolgung möglich ist, und wenn man viele Schnitte untersucht und die gewonnenen Befunde sorgfältig in eine oder einige Zeichnungen eingetragen hat, was freilich einige Mühe verursacht, wird man doch einen gewissen Ueberblick über die Verhältnisse dieser Zellen gewonnen haben. Auf solche Weise wurde die Taf. III. zu-

sammengestellt, wobei ich bemerke, dass die Praeparate, die ihr als Vorlage gedient hatten, alle dem Lendenmark ein und desselben 30 Ctm. l. Embryos entnommen waren. Der Fortschritt, den solche Anschauungen, wie sie diese Figur darbietet, gegenüber dem früheren Standpunkte repräsentiren, muss sofort einleuchten; gewinnen wir doch hier Einsicht in Verhältnisse, die uns noch vor Kurzem verhüllt waren.

Trotz ihren vielfachen Kreuzungen und Windungen, ihren scheinbar oft verschlungenen Bahnen, lassen die aus der grauen Substanz hinausstrebenden Fortsätze in ihrer Anordnung und Verlaufsrichtung doch nicht eine gewisse Regelmässigkeit verkennen, die z. Th. schon dadurch bedingt ist, dass die Zellen sich fast immer hinter der Verticalebene befinden, in der ihr Fortsatz in den Markmantel einmündet, daher sich letzterer also stets mehr oder weniger nach vorn zu wenden hat. Ausnahmefälle, wie die Zellen 11 und 36, sind selten. Dann aber erhält ihr Verlauf noch dadurch einigermassen ein regelmässiges Gepräge, dass alle ungefähr radiär aus der grauen Substanz ausstrahlen, und zwar von einem fiktiven Centrum beherrscht, das etwa dem Mittelpunkt des Mitteltheiles der grauen Substanz entsprechen würde.

Bei der Majorität der Strangzellen stellt sich der Fortsatz als einheitliche, ungetheilte Faser dar, zwar mit Seitenästchen ausgestattet, aber seine Individualität bewahrend. Aber nicht immer ist dies der Fall; oft sehen wir ihn noch innerhalb der grauen Substanz einer Theilung unterliegen in zwei oder drei Aeste, die sich durch ihr ansehnliches Caliber wie durch den Umstand, dass sie sich alle bis in die Längsstränge verfolgen lassen, als gleichwerthige Derivate des Fortsatzes, und nicht etwa als etwas stärkere Seitenfibrillen dokumentiren. Das beste Objekt zum Studium dieses von Cajal entdeckten bedeutungsvollen Verhaltens stellt auch nach meinen Erfahrungen unstreitig das Rückenmark von Hühnerembryonen dar. Hier erhält man die klarsten Anschauungen darüber, s. die oben reproducirte Figur 26. Nicht immer bleiben die Theilungsschenkel nahe beieinander, vielmehr zeigen sie oft eine starke Divergenz, so dass sie sich in weit auseinander liegende Abtheilungen des Markmantels einsenken. Cajal [142]) theilt beim Hühnchen diese, von ihm „Cellules à cylindre-axe complexe“ (Zellen mit getheiltem Nervenfortsatz) genannten Elemente auf Grund des verschiedenen Verlaufs der Theilungsäste in folgende Formen ein: 1) Zellen der beiderseitigen Vorderstränge, unter Uebertritt eines Theilungs-Astes durch die vordere Commissur; 2) Zellen des Seitenstranges der einen und des Vorderstranges der anderen Seite; 3) Zellen des Hinterstranges derselben und des Vorderstranges der gekreuzten Seite; diese drei Gattungen gehören in die Kategorie der oben zur Sprache gebrachten „Com-

[142]) S. R. y Cajal, A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet. Anat. Anz. Jahrg. V. 1891. S. 635.

missurenzellen mit getheiltem Fortsatz"; 4) Zellen, deren Theilungsäste in die weisse Substanz derselben Seite, sei es in die gleichen, sei es in verschiedene Abtheilungen derselben, eintreten. — Auch bei Säugern vermochte Cajal in seiner zweiten Rückenmarksarbeit[143]) die fragliche Theilung nachzuweisen; in der Figur 2 derselben sehen wir mehrere hierhergehörige Zellen mit ihren gespaltenen Nervenfortsätzen abgebildet. Van Gehuchten (a. a. O.) bestätigte Cajal's Befund, den er mit einigen Worten in gleicher Weise schildert, und auch in den Figuren 15 und 16 seines Aufsatzes vom Hühnchen und dem Kalbsembryo zur Darstellung bringt.

Auch im menschlichen Rückenmarke, das uns ja am meisten interessiren muss, finde ich dieses Verhalten häufig ausgeprägt, doch scheinen mir hier nicht alle beim Hühnchen nachweisbaren Formen vorhanden zu sein. Bei den Theilungen, die ich sah, begaben sich die zwei oder drei Theilungsäste entweder unweit von einander in denselben Abschnitt der weissen Substanz, oder es trat eine rechtwinkelige Divergenz derselben ein, wobei ein Ast nach dem Vorderstrang, der andere nach dem Seitenstrang hinzog. Man muss sich beim Studium dieser Verhältnisse hüten vor einer Verwechselung mit stärkeren Collateralästen, und nur solche Fälle beachten, wo sich die Aeste thatsächlich bis in die weisse Substanz verfolgen lassen. Die meisten hierhergehörigen Beobachtungen wird man an Nervenfortsätzen machen, die sich ohne ihre Zelle impraegnirt hatten; seltener trifft es sich, dass gerade die mitsammt ihren Zellen und bis an die weisse Substanz geschwärzten Fortsätze gute Specimina für diese Cajal'sche Theilung darbieten. Von diesen selteneren Fällen habe ich einige auf der Tafel III. wiedergegeben, und zwar: Zelle 1, bei der die Fortsätze fast parallel gleich nebeneinander in den Vorderseitenstrang einmünden, Zelle 7, eine Strangzelle des Vorderstranges, deren Ausläufer auf dem Wege dahin einen etwas schwächeren, aber auch bis in die weisse Substanz des Seitenstranges verfolgbaren Ast aus sich hervorgehen lässt, und Zelle 40, rechts im Hinterhorn, mit nach aussen gewendetem Ausläufer, der schon in einiger Entfernung von seinem Ursprunge in drei unweit von einander, parallel gegen den Seitenstrang hinziehende Aeste zerfällt. Ob die Theilungsäste in der weissen Substanz in entgegengesetzten Richtungen auf- und absteigend verlaufen, oder ob sie sich, wie Cajal angiebt, alle nach oben wenden, konnte ich nicht entscheiden.

Bemerkenswerth ist, dass der Nervenfortsatz der Strangzellen im menschlichen Rückenmarke nicht selten eine merkliche allmählige Kaliberzunahme von seinem Ursprunge bis zu seinem Eintritt in den Markmantel erkennen lässt. Ich finde dieses Verhalten nur bei Cl. Sala erwähnt, der es an den Strangzellen des Amphibienrückenmarkes beobachtete.

---

[143]) S. R. y Cajal, Nuevas observaciones sobre la estructura de la médula espinal de los mamiferos. Barcelona 1890, p. 6.

In Betreff des Verhaltens des Fortsatzes in der weissen Substanz spec. dessen Uebergangsweise in die Longitudinalfasern der Stränge gilt das oben für die Commissurenfasern gesagte. Auch hier kommt einfache winkelige Umbiegung neben T-förmiger Theilung in einen auf- und absteigenden Ast vor. Der Uebertritt in die Längsrichtung durch einfache Umlenkung, die Cajal als die weitaus häufigere Form bezeichnet, soll nach demselben Forscher hauptsächlich nach oben hin erfolgen, was ja auch sowohl mit den Erfahrungen der Pathologie, wie mit den Postulaten der Physiologie übereinstimmt. Ich kann hierüber bezüglich des Menschen nichts Bestimmtes angeben.

Wenden wir uns nun zur Einzelbetrachtung der in Rede stehenden Elemente. Die Zellen, deren Fortsätze für den medialen, der vorderen Fissur zugekehrten Abschnitt der Vorderstränge bestimmt sind, liegen zum grossen Theile in der Mittelzone der grauen Substanz. Der zunächst sagittal nach vorne eilende, ziemlich lange Ausläufer krümmt sich im Vorderhorn bogenförmig medianwärts ein und betritt infolge dessen senkrecht die weisse Substanz, in derselben Richtung also, wie die Gliafortsätze dieser Gegend. Dies ist aber nicht ihr einziger Fundort. Ich verweise auf die Zellen 3, 5 und 29. Zelle 3 liegt im Vorderhorn, nach innen von den grossen motorischen Zellgruppen, in dem von diesen und der Commissurengruppe gleichsam umfassten centralen Gebiet desselben, das ich in der Folge als Kern der Vorderhörner bezeichnen möchte. 5 und 29 rücken weiter auswärts. Erstere gehört fast schon dem Bereiche des „Seitenhorns“ an; sie ragt mit ihren lateralen Dendriten schon etwas in die weisse Substanz hinein und sendet ihren Ausläufer in schrägem aber ziemlich gestrecktem Verlauf durch die ganze Breite des Vorderhorns hindurch in den medialen Winkel des Vorderstranges. — Alle hierher gehörigen Zellen weisen Nebenäste auf, theils nach der medialen, theils nach der lateralen Seite hin gerichtet, erstere scheinen mir häufiger und auch stärker zu sein; sie schlagen die Richtung der motorischen Gruppen ein, die sie, wie bei 28, gelegentlich auch erreichen können. Der Fortsatz der Zelle 10 giebt, wie man sieht, ein Zweigchen an die vordere Commissur ab, in der es aber bald sein Ende erreicht.

Viel ansehnlicher erscheinen aber diese Collateralzweige an den Fortsätzen, die den Vorderstrang mehr in seiner lateralen Abtheilung, jenseits seines medialen Winkels, betreten. Die meisten von diesen Fortsätzen verschaffen sich den Ausweg durch den zellenarmen Streifen zwischen Commissurenzellen und medialer motorischer Gruppe. Die entsprechenden Zellen nehmen eine verschiedene Lage ein: bald findet man sie, wie Zelle 9, in der Mittelebene, bald im Gebiet des Vorderhorns, und zwar entweder in dessen hinterem Theil, wie 25 und 26, oder in dem erwähnten Zwischenstreifen nahe an den Vorderstrang herangerückt, wie 24. Der in seiner ganzen Ausdehnung sagittal verlaufende Fortsatz besitzt, wie erwähnt, ein Charakteristicum an besonders mächtig entwickelten,

geraden Seitenästen, wie sie sonst in solcher Stärke keiner der übrigen Strangzellengattungen zukommen. Die Zweige sind nicht zahlreich, man findet deren höchstens 2—3, dafür aber um so länger, und scheinen dem an den grossen Vorderhornzellengruppen von innen vorbeiziehenden Fortsatz immer auf der lateralen Seite angefügt: handelt es sich doch um Aeste, die stets in die Gruppen der motorischen Zellen eindringen, um sich darin, allerdings in einfachster Weise, in 2—3 freie Endzweige aufzusplittern und so ihre Ursprungszellen mit den motorischen Zellen in functioneller Hinsicht zu verknüpfen. Man kann sie als die ersten Collateralen der betreffenden Fasern auffassen. Gewinnen solche Aeste, wie bei Zelle 7, etwas stärkeres Caliber und grössere Selbstständigkeit, so können sie die Vorderhörner ganz durchsetzen und als Theilungsäste des Fortsatzes sich zu den Längsfasern der weissen Substanz gesellen; dann haben wir es mit den Cajal'schen Zellen mit getheiltem Nervenfortsatz zu thun, wie sie schon oben besprochen wurden.

Die beiden motorischen Zellgruppen lassen, wo sie deutlich von einander abgegliedert sind, eine schmale Strasse zwischen sich übrig. Diese wird, wie man das namentlich an Weigert-schen Praeparaten erkennt, durch ein ansehnliches Faserbündel in Anspruch genommen, das seine Elemente unter fächerartiger Convergenz im Kopf des Vorderhorns sammelt und in den Uebergangstheil zwischen Vorderstrang und Seitenstrang, in die Gegend der Austrittsstelle der vorderen Wurzeln einmünden lässt. Es besteht z. Th. aus Collateralen, die aus der weissen Substanz in die graue eindringen und die uns noch später beschäftigen sollen, z. Th. aber aus einer Anzahl von Nervenfortsätzen. Die Zellen, aus denen sie entspringen — es sind das also diejenigen, die die antero-laterale Gegend der weissen Substanz mit Längsfasern versorgen — gruppiren sich der Mehrzahl nach in dem schon vorhin definirten „Kern der Vorderhörner“; es handelt sich um kleinere Elemente, zumeist von Sternform. Aber von diesem Stammsitz aus können sie sich in die erwähnte intermotorische Zwischenstrasse hineindrängen, wie Zelle 1, wobei sie eine in entsprechender, d. h. radiärer Richtung verlängerte Spindelform annehmen. Auch etwas weiter nach hinten, in das Gebiet der Mittelzone hinein, können sie sich verlagern. Darüber freilich geht ihr Fundort nicht hinaus, und namentlich ist zu betonen, dass im menschlichen Rückenmarke, wenigstens im Lumbaltheile, das Gebiet der Hinterhörner von Zellen der Vorderstränge stets frei bleibt.

Die am zahlreichsten vertretene Strangzellensorte wird von Zellen der Seitenstränge dargestellt, was ja bei der auch nach Abrechnung der Pyramidenseitenstrangbahn noch immer beträchtlichen Ausdehnung dieses Abschnittes der weissen Substanz natürlich erscheinen muss. Diese Kategorie umfasst die überwiegende Mehrzahl der „Mittelzellen“, d. h. der in den mittleren Zonen der grauen Substanz angesammelten Nervenkörper, sowie auch die Zellen der Seitenhörner und der Clarke-

schen Säulen; auch die meisten Elemente der Hinterhörner, mit Einschluss derjenigen der Rolando'schen Substanz gehören hierher.

Bei dem grossen Umfange der Seitenstränge erscheint hier eine gesonderte Betrachtung der für deren verschiedene Abtheilungen bestimmten Zellen geboten. Die dem vordersten Bezirke der Seitenstränge zustrebenden Fortsätze nehmen ihren Ursprung hauptsächlich aus Zellen, die ihren Sitz in der Mittelpartie der grauen Substanz haben, nicht selten aber entstammen sie mehr nach hinten gelegenen Exemplaren, die schon die Wurzel der freien Hinterhörner occupiren. In allen Fällen sehen wir, dass der Fortsatz nicht geraden Weges zur weissen Substanz hinschreitet, sondern sich unter Beschreibung eines mehr oder weniger regelmässigen, mit der Convexität medianwärts und nach vorn gekehrten Bogens hinschwingt und das aus dem Grunde so, um in seinem Austritte aus der grauen Substanz die von der Faserung der Neuroglia vorgezeichnete radiäre Anordnung einhalten zu können. Sie durchsetzen dabei vielfach die laterale motorische Gruppe und zeigen oft die ja auch allen anderen Strangzellen gemeinsamen eckigen Krümmungen in ihrem Verlauf. Collateraläste sind auch hier häufig, wenn auch nicht constant, doch sind sie nie so ansehnlich, wie die der lateralen Vorderstrangzellen.

Die mittleren, der Einbuchtung zwischen Vorder- und Hinterhorn entsprechenden Gebiete des Seitenstranges empfangen ihre Fasern theils noch aus Zellen, die in den Grenzgebieten gegen die Hinterhörner liegen, also noch zu den „Mittelzellen" Waldeyer's gehören, theils aber schon und vielleicht zum grösseren Theile aus solchen, die ihren Sitz in dem frei vorstehenden Abschnitt der Hinterhörner haben. In diese Kategorie rangieren auch die Zellen der Clarke'schen Säulen, und die ihnen entsprechenden in weiter proximal und distal gelegenen Höhen des Markes befindlichen Stilling'schen Zellen, die sogleich ausführlich besprochen werden sollen. — Die hierher gehörigen Nervenkörper stellen, abgesehen von den Stilling-Clarke'schen Zellen, in der Regel kleinere Zellen dar und zeigen oft die Tendenz, sich spindelförmig in die Länge zu strecken und sich dabei in der Richtung des Fortsatzes, d. h. quer einzustellen. Jener bogenförmige Verlauf, der für die Ausläufer der übrigen Seitenstrangzellen bezeichnend ist, kommt hier, die Clarke'schen Zellen abgerechnet, aus topographischen Gründen weniger häufig zum Ausdrucke; in der Regel ziehen sie vielmehr einfach quer nach aussen, um sich in die Grenzschichte der grauen Substanz und die Grundbündel der Seitenstränge einzusenken.

Als „Seitenhorn" markirt sich, wie man weiss, namentlich im oberen Dorsalmarke ein eckiger Vorsprung der grauen Substanz, der einen wohlcharakterisirten Zellenhaufen, die „Seitenhorn-Zellen" in sich begreift. Waldeyer hat aber (a. a. O. S. 131) gezeigt, dass mit dem Zurücktreten eines „Seitenhorns" jene Gruppe keineswegs spurlos schwindet, dass

sich vielmehr die sie bildenden Elemente, wenn auch in geringerer Zahl und weniger geschlossener Anordnung, durch die ganze Länge des Rückenmarkes fortspinnen. Ich vermag diese Angabe des hervorragenden Forschers, gestützt auf das Studium Weigert'scher Präparate, zu bestätigen. Meine Erfahrungen mit der Golgi'schen Methode beziehen sich, soweit sie das menschliche Rückenmark betreffen, hauptsächlich auf das untere Dorsal- und das Lendenmark, weshalb ich also über das Verhalten der Seitenhornzellen an den Stellen, wo sie ihre stärkste Entwickelung erreichen, nichts berichten kann. Im Lumbaltheil stellen die an der entsprechenden Stelle gelegenen, offenbar analogen Elemente, die ich öfters imprägnirt erhielt, vornehmlich Zellen der Seitenstränge dar, mit kurzem Nervenfortsatz, der gleich in der weissen Substanz verschwindet, daneben sind aber auch Zellen vertreten, wie Zelle 5 und 29, die zu den Vordersträngen in Beziehung stehen, also ihren Ausläufer nicht nach aussen, sondern nach vorn und innen abgeben.

Die Zellen für die hinteren Bezirke der Seitenstränge sind alle in die Hinterhörner lokalisirt; sie bilden die Mehrzahl der über die letzteren zerstreuten „solitären Nervenzellen.“ Allerdings nicht alle. Nirgends erscheinen vielmehr verschiedene Zellsorten so innig durch einander gemischt, wie im Hinterhorn. Das Scepter führen freilich durch ihre überwiegende Mehrzahl die Seitenstrangzellen, ihnen gegenüber stellen die anderen sporadische Exemplare dar, auf die man bei der Untersuchung besonders fahnden muss, während uns die ersteren auf Schritt und Tritt entgegentreten. Wir wollen uns hier zunächst auf die Seitenstrangzellen beschränken. Sie gehören durchschnittlich zu den kleinen Elementen des Rückenmarkes, doch ist es nicht selten, dass unerwartet ein besonders massives, üppig verästeltes Exemplar auftaucht. Vorherrschend ist hier, wie das schon von Deiters[144]) richtig angegeben wurde, die Spindelform. Der Fortsatz schreitet entweder nach dem Gebiet der „Grenzschicht der grauen Substanz“ (Flechsig) hin oder lenkt gleich an Ort und Stelle in die Längsrichtung um, um die daselbst gelegenen, eigentlich noch zu den Seitensträngen gehörigen Kölliker'schen „Längsbündel der Hinterstränge“ zu bilden; letzteres konnte allerdings nicht direct gesehen werden, sondern wurde nur erschlossen aus der Gegenwart dieser Bündel an der betreffenden Stelle des Querschnittes und dem häufigen Befund kurzer, gleich an der Zelle aufhörender Nervenfortsätze, was allerdings auch durch mangelhafte Reaction erklärt werden kann.

Am vorderen Rand der Rolando'schen Substanz, fast schon in diese eingepflanzt, wie es scheint in zusammenhängender Reihe angeordnet, tritt uns constant eine Zellenform

---

[144]) O. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. Braunschweig 1865.

von sehr charakteristischem Gepräge entgegen — s. Taf. III. Zelle 21 und 22 — die schon von Cajal bei dem neugeborenen Hund in ihrer typischen Eigenart dargelegt worden ist. Es handelt sich um kleinere Zellen mit eher rundlichem, plumpem Zellkörper, aber mit sehr reichlicher, buschiger, aber hauptsächlich nur nach der einen Seite hin ausgeprägter Dendritenentwickelung. Die meisten ihrer Dendriten strahlen nämlich, breit auseinanderfahrend, von der hinteren Seite aus und senken sich dabei tief in die Rolando'sche Substanz hinein, beim Menschen allerdings nicht so tief, wie z. B. beim Hunde, wo sie an einem mir vorliegenden Praeparate fast deren hinteren Rand erreichen; dabei sind sie sehr zackig, körnig, wurzelfädchenartig. Spärlicher sind schon die quer nach der Seite hin gerichteten Zweige, auch sind sie kürzer; am spärlichsten, ja geradezu selten trifft man solche an der in der Regel glatten, vorderen Peripherie der Zelle an. Von dieser Fläche entspringt aber der Nervenfortsatz, der sich entweder nach aussen wendet, um sich der Grenzschicht der grauen Substanz beizumischen, oder aber nach kurzem Gang sich der weiteren Beobachtung (auf dem Querschnitte) entzieht, was ich mit Cajal theilweise auf eine Umbiegung in die Längsrichtung unter Eintritt in die „Längsbündel der Hinterstränge" zurückführen möchte.

Beim Gorilla hat Waldeyer in der Wurzel der Hinterhörner hinter den Clarke'schen Säulen unter dem Namen „Nebenzellen" eine besondere Zellgruppe beschrieben, die aber beim Menschen, wie schon Waldeyer hervorhebt, blos durch spärliche, nie zu einem zusammenhängenden Haufen angesammelte Zellen vertreten wird. Sie stellen, soviel ich sehe, der Hauptsache nach Zellen der Seitenstränge dar. Der Fortsatz kann sich gleich von der Zelle an unter welligem Verlauf nach aussen wenden, oder er schlägt zunächst die Richtung nach vorne ein, wobei er die Clarke-schen Säulen umkreist, um erst nach einer Weile nach aussen umzubiegen. Gelang es mir auch nie, ihn quer durch das ganze Hinterhorn hindurch bis in den Seitenstrang hinein zu verfolgen, so konnte doch seine Beziehung zu diesem angesichts der stets dahinziehenden impraegnirten Anfangsstücke, wovon übrigens bei Zelle 17 ein ziemlich langes Stück zur Ansicht kommt, nicht zweifelhaft sein.

Schon seit Stilling[145]) weiss man es, dass sich hin und wieder Nervenzellen auch in die weisse Substanz verirren können. Für die meisten Theile des Markmantels stellt aber dieses Verhalten eine seltene, als Abnormität aufzufassende Erscheinung dar. An einer Stelle nur gehört der Befund von Nervenzellen innerhalb des Markmantels, wenn auch nicht zur Regel, so doch zu den häufigsten Vorkommnissen. Es ist das der einspringende Winkel zwischen Vorder- und Hinterhorn, ein

[145]) B. Stilling, Ueber die Medulla oblongata, Erlangen, 1843, S. 148.

Gebiet, worin sich graue und weisse Substanz unter gegenseitiger netzförmiger Durchflechtung geradezu um den Rang streiten. Mein Vater[146]) [† 1888] verlieh dieser zuerst von ihm genau geschilderten Formation den so bezeichnenden Namen: processus reticularis, der sich auch eingebürgert hat. Hier und auch noch etwas weiter aussen und weiter hinten, im ganzen Gebiet der Flechsig'schen Grenzschicht der grauen Substanz trifft man nicht selten isolirte Nervenzellen an. Auf der Taf. III. ist rechts und links je ein solches Exemplar, das sich impraegnirt hatte, zur Darstellung gebracht. Wir sehen bei der einen eine mittelgrosse, bei der anderen eine kleinere, sternförmige Zelle, mit spärlichen, aber allseitig und weit ausgebreiteten Dendriten. Bei beiden liess sich der Nervenfortsatz nachweisen, freilich nur als kurzer Stumpf, offenbar in Folge seiner baldigen Umbiegung in die Längsrichtung, als Bestandtheil des Seitenstranges.

Auch die Elemente der als Clarke'sche Säule bekannten charakteristischen Zellengruppe gehören zur Kategorie der Zellen des Seitenstranges. Die Gruppe hat ihre Lage, wie man weiss, im Halstheil der Hinterhörner, deren medialem Rand genähert. Gewiss nicht ohne Interesse sind die Unterschiede, die der Kern in seiner Lage bei Mensch und Thier aufweist. Nicht bei allen Säugern erscheint er nämlich, wie beim Menschen, in den frei hervorstehenden Abschnitt der Hinterhörner hineingerückt, vielmehr finden wir ihn schon bei Gorilla (Waldeyer a. a. O. S. 106), bei Cebus (Mott),[147]) bei Nagern (Lenhossék),[148]) in einer weiter vorn gelegenen Ebene, zu beiden Seiten der hinteren Commissur, ohne mit seinem hinteren Ende das Niveau der Hinterstränge zu erreichen. Waldeyer führt diese Differenz vermuthungsweise auf die aufrechte Haltung des Menschen zurück, wohl mit Rücksicht auf die gangbaren Ansichten über die Beziehungen der Clarke'schen Säulen zu dem Kleinhirn durch Vermittelung der Kleinhirnseitenstrangbahnen.

Am Aufbau der Clarke'schen Säulen (Fig. 27) nehmen zweierlei Bestandtheile gleich wesentlichen Antheil: Nervenzellen und einstrahlende und darin sich frei aufsplitternde sensible Collateralen. Beide lassen sich an der Hand der Golgi'schen Methode sowohl in ihrer Form, ihren Besonderheiten wie auch in ihren gegenseitigen Beziehungen auf's genaueste eruiren. Die Nervenzellen der Clarke'schen Säulen gelangen durch die Chromsilberfärbung aufs schönste zur Darstellung. Es er-

---

[146]) J. v. Lenhossék, Neue Untersuchungen über den feineren Bau des centralen Nervensystems des Menschen. Denkschriften d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. 2. Aufl., Bd. X., 1858, S. 41.

[147]) Fr. Mott, Microscopical examination of Clarkes Column in Man, the monkey and the dog. Journ. of Anat. and Physiology. Vol. 22, 1888, p. 479.

[148]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Entwickelung der Markscheiden etc. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 33, 1889, S. 85.

giebt sich, dass die Forscher, die ihnen, wie Mott, einen bipolaren Charakter zuschrieben, sich getäuscht haben, indem es sich durchweg um multipolare Formen handelt, und zwar solche von eigenartigem Typus. Diese Eigenart lässt sich auf den Reichthum der Dendriten, auf deren bis ins feinste gehende

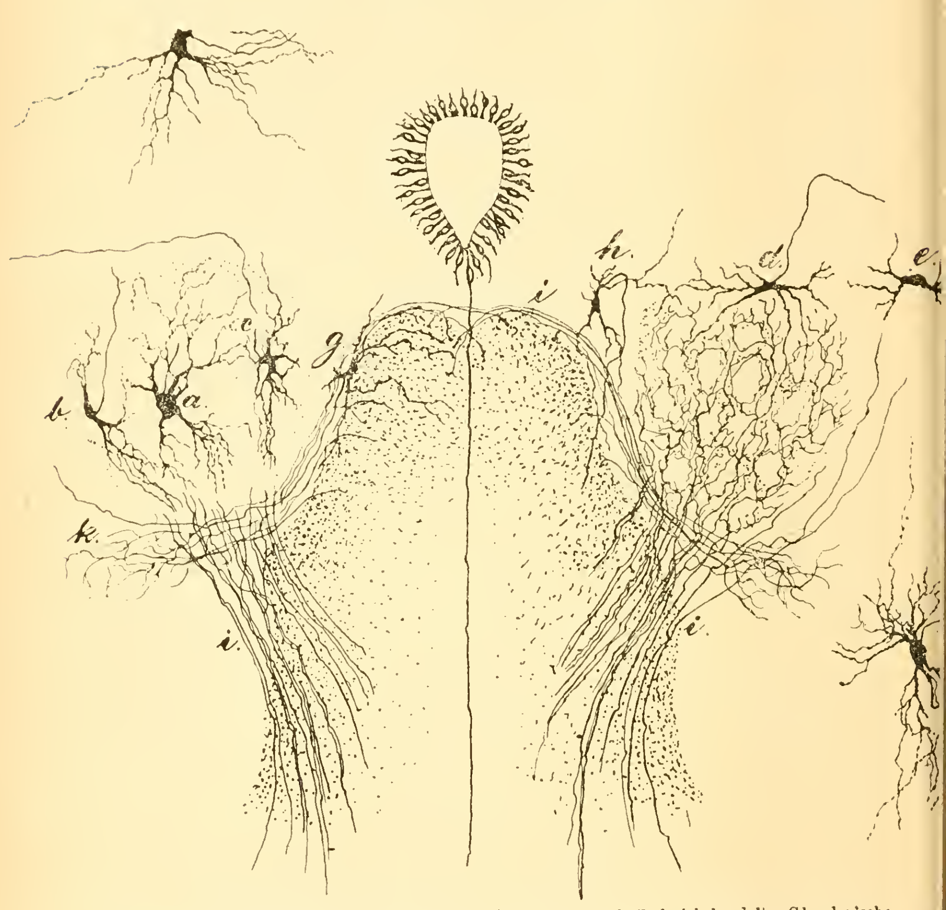



Fig. 27. Aus dem Rückenmarke eines 30 Ctm. l. Embryos, nach Golgi behandelt. Clarke'sche Säulen und hintere Commissur. a., b., c., d. = Nervenzellen der Clarke'schen Säulen; e., f. = Solitärzellen der Hinterhörner, den Nervenfortsatz dem Seitenstrang zuwendend; g. = Seitenstrangzelle an der medialen Grenze des Hinterhorns; h. = Hinterstrangzelle; i. = Einstrahlung der sensibeln Collateralen in die Clarke'schen Säulen; j. = Fasern der hinteren Commissur; k. = deren bäumchenförmige Endigung vor der Rolando'schen Substanz.
(Der Achsencylinder der Zelle c zeigt bei c eine Lücke in Folge eines Druckfehlers.)

Aufsplitterung und deren welligen, varikösen Charakter zurückführen. Die meisten Zellen sind von Mittelgrösse, einzelne stehen an Umfang des Zellkörpers nur wenig den motorischen Zellen nach, freilich ist aber das Gebiet, das sie mit ihrer Ausstrahlung umfassen, stets ein viel beschränkteres; nur wenige greifen mit ihren Aesten über die Grenzen der Clarkeschen Säule hinaus; daneben kommen auch vielfach kleinere

Exemplare zur Beobachtung. Gestützt auf das Studium aus dem menschlichen Rückenmarke gewonnener Golgi'scher Präparate komme ich, ähnlich wie R. y Cajal, Nuevas observaciones etc. p. 14, dazu, drei Zelltypen in dieser Gruppe zu unterscheiden: 1) Sternförmige oder mehr eckige, häufig annähernd quadratisch gestaltete Zellen (Fig. 27, a.) mit allseitig gleichmässig ausgebreiteten Dendriten. 2) Spindelförmige, in die Länge gezogene Zellen (b, c) mit vorwiegender Beschränkung der Dendriten auf die beiden Spindelenden, ohne aber dadurch eine buchstäblich bipolare Zellform zu veranlassen, indem die Aeste auch hier mit mehreren Stämmchen vom Zellkörper abtreten. Diese Zellen stehen alle sagittal, d. h. mit den beiden Enden nach vorn und hinten gerichtet, in der Richtung der einstrahlenden sensiblen Collateralen. 3) Marginale Zellen (d), die eigentlich nur eine Unterabtheilung der letzteren Zellform bilden. Auch sie sind von länglich schmaler Gestalt, erscheinen aber dabei in Folge ihres engen Anschlusses an den Contour der Clarke'schen Säulen oft stärker oder schwächer gekrümmt. Sie halten auch nicht immer die sagittale Richtung ein, sondern können sich je nach der Abtheilung des Umrisses der Säulen, der sie sich anschmiegen, in verschiedene Ebenen einstellen; so lassen die vorn und hinten befindlichen eine fast quere Lagerung erkennen. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass ihre Dendriten nicht nur auf ihre Pole beschränkt sind, sondern dass die Zellen an ihrer ganzen concaven, nach dem Innern der Säulen gewendeten Fläche solche entwickeln können, während ihre convexe Seite allerdings glatt erscheint.

Gerlach hatte bekanntlich (Stricker's Handbuch II. S. 685) den Clarke'schen Zellen einen Nervenfortsatz abgesprochen, erst Golgi wies die Gegenwart eines solchen und dadurch den vollkommenen Anschluss dieser Zellen an die anderen zum I. Typus gehörigen Rückenmarkselemente mit Bestimmtheit nach. Zwar glaubte schon früher Laura einen Axencylinderfortsatz an ihnen wahrgenommen zu haben, den er an der lateralen Fläche der Zellen entspringen und nach den Seitensträngen hinstreben liess, allein offenbar handelte es sich hier um unvollkommene Beobachtungen. Denn die Golgi'schen Bilder ergeben, dass der Nervenfortsatz, der an vielen der Clarke'schen Zellen zur Ansicht gelangt, viel häufiger am vorderen Pol, als an der Seite der Zelle seinen Ursprung nimmt, und dass er in seinem ersten Verlaufe nie direct die seitliche Richtung einschlägt, sondern zunächst eine Strecke sagittal vorwärts zieht. In seltenen Fällen sah ich Zellen, die, im hintersten Abschnitt der Clarke'schen Säulen gelegen, ihren Fortsatz vom hinteren Pol abgaben. Aber auch hier liess sich nachweisen, dass er sich unter Umkreisung des Umrisses der Clarke'schen Säulen nach vorn wendet, um sich den übrigen Axencylindern beizugesellen.

Wie gestaltet sich nun das weitere Schicksal der Nervenfortsätze? An den meisten mir vorliegenden Praeparaten verhinderte ihr baldiges Aufhören durch Mangel der Impraegnation oder

Eintritt in eine andere Ebene ihre weitere Verfolgung; immerhin erhielt ich aber eine Anzahl von Zellen in Verbindung mit einem längeren Abschnitt ihres Fortsatzes impraegnirt, und konnte daraus feststellen, dass diese ein ziemlich gleichmässiges Verhalten zeigen. Man sieht sie alle am vorderen Umfang der Clarke'schen Säulen zum Vorschein kommen, dann bis etwa zum Niveau des Centralkanales nach vorn ziehen, um sich dann plötzlich winkelig nach aussen zu wenden und als ungetheilte und der Seitenäste entbehrende Fasern quer oder etwas nach hinten geneigt die Richtung der Seitenstränge einzuschlagen. Bis an diese letzteren selbst freilich gelang es nie, die Fasern zu verfolgen, wahrscheinlich in Folge von Niveauschwankungen; der extremste Fall ist in Zelle c. der Fig. 27 zur Ansicht gebracht, allein wer sollte an ihren Beziehungen zu den Seitensträngen zweifeln; ergiebt sich doch ein solcher Verlauf nicht nur aus der Richtung ihrer impraegnirten Stücke an Golgi'schen Praeparaten, sondern auch aus den Bildern, die uns hierüber andere Färbungen des Rückenmarkes, am klarsten die Weigert-sche, liefern. Wir sehen nämlich an solchen Querschnitten den Complex dieser Fasern als ziemlich ansehnliches, markhaltiges Bündel nach hakenförmigem Ursprung vom vorderen Pol der Clarke'schen Säulen quer nach aussen ziehen, um sich in den mittleren Gebieten des Seitenstranges zu verlieren. Nachdem schon Kölliker[149]) und Gerlach (a. a. O. S. 689) diesen Faserzug erwähnt und bildlich dargestellt hatten, war es namentlich Flechsig[150]) vorbehalten, ihn einer genauen Prüfung zu unterziehen und unter dem Namen der „horizontalen Kleinhirnbündel" in allen seinen Verhältnissen klarzulegen. Nirgends springen diese „Flechsig'schen Bündel", wie wir sie nennen wollen, schärfer in die Augen, als im Rückenmarke etwa 35 Ctm. langer menschlicher Früchte. (S. Figur 28.) Da zu dieser Zeit noch alle in die graue Substanz eindringenden Collateralen mit geringen Ausnahmen einer Markscheide entbehren, heben sich auf dem gleichmässig gelben Grunde (bei Weigert'scher Färbung) die zum grossen Theile schon markhaltigen Nervenfortsätze der in die graue Substanz eingebetteten Nervenzellen und darunter auch die fraglichen Bündel mit grosser Deutlichkeit hervor. Aber nicht an allen dem Clarke'schen Gebiet des Rückenmarkes entnommenen Schnitten treten sie uns entgegen, was durch ihre successiv bündelartige Anordnung (Flechsig) bedingt ist. Durch Vergleichung der Weigert'schen Bilder mit den Golgi-schen kann man feststellen, dass die fraglichen Fasern ihre Markscheide nicht gleich an ihrem Ursprunge, sondern erst nach ihrem Austritt aus den Clarke'schen Säulen, unmittelbar vor ihrer Umbiegungsstelle erhalten. In Betreff der Endschicksale der fraglichen Fasern muss es nach den überzeugenden Beweisen,

---

[149]) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre d. Menschen. 5. Aufl. S. 279.

[150]) P. Flechsig, Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Leipzig, 1886, S. 295.

die Flechsig dafür beigebracht hat, in hohem Grade wahrscheinlich sein, dass sie der Hauptsache nach (ob alle, bleibt freilich unentschieden) sich am seitlichen Rand der weissen Substanz als „Kleinhirnseitenstrangbahn" zum Längsverlaufe

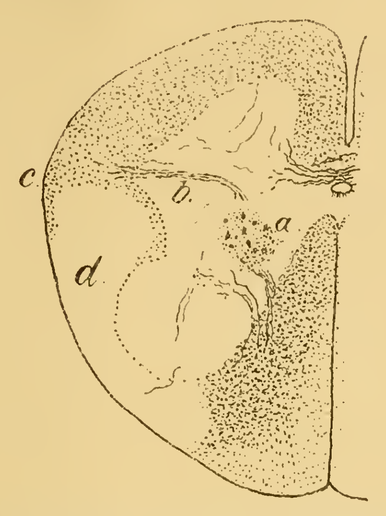



Fig. 28 = Rückenmark eines 35 Ctm. l. Embryos, Weigert'sche Methode. a. = Clarke'sche Säule; b. = horizontale Kleinhirnbündel; c. = Kleinhirnseitenstrangbahn; d. = Pyramidenseitenstrangbahn, noch marklos.

sammeln, wobei wir uns den Uebertritt in die Längsrichtung angesichts der vorwiegend aufsteigenden Degenerationsrichtung durch directe Umbiegung nach oben hin vorstellen dürfen. Die Vermuthungen von Takács[151]) und Bechterew[152]), wonach die Zellen der Clarke'schen Säulen durch ihre Nervenfortsätze auch für die Bildung der Goll'schen Stränge von Wichtigkeit seien, werden durch die Erfahrungen mit der Golgi'schen Methode endgültig widerlegt.

Ein wesentlicher Antheil an dem Aufbau der Clarke'schen Säulen kommt der reichlichen Einstrahlung sensibler Collateralen aus dem Bereich der Burdach'schen Stränge zu. Wie schon früher geschildert, erscheint jede Zelle durch die fein aufgefaserten Endbäumchen, in die diese sensiblen Zweige zerfallen, dicht umsponnen, wie durch ein Flechtwerk umrankt, woran allerdings sie selbst durch ihre reichverästelten Dendriten betheiligt sind. Diese dichte gegenseitige Verfilzung ist offenbar in hohem Maasse geeignet, die Clarke'schen Zellen dem wirksamen Einflusse jener Hinterwurzelcollateralen zu unterordnen und dadurch den Uebergang der Innervationsströme von diesen auf die Zellen zu befördern. Welcher Natur ist diese Innervation?

---

[151]) A. Takács, Ueber die hinteren Wurzelfasern im Rückenmarke. Neurol. Centralblatt, Jahrg. 1, 1887, S. 7.

[152]) W. Bechterew, Ueber die hinteren Nervenwurzeln, ihre Endigung in der grauen Substanz etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1887, S. 126.

Pathologische Erfahrungen legen es nahe, dass es sich nicht um Hautempfindungsreize, sondern um Eindrücke handelt, die auf reflectorischem Wege für die Coordination der Bewegungen, die zweckentsprechende Beherrschung der Muskulatur von Wichtigkeit sind. Mit den ersten ataktischen Symptomen der Tabes treten auch in den Clarke'schen Säulen Veränderungen auf.

Untersucht man einen durch die Clarke'sche Gegend gelegten, mit der Weigert'schen Methode gefärbten Querschnitt aus dem ausgebildeten menschlichen Rückenmarke, so treten die Clarke'schen Säulen durch ihre dunkle Färbung äusserst scharf begrenzt, gleichsam wie ein Nervenstrang, in dem nur die Zellen als hellgelbe Räume ausgespart erscheinen, hervor. Die dunkle Färbung beruht nicht auf der Gegenwart regelmässig angeordneter Faserbündel, sondern auf einem dichten Gewirr, das allerdings aus markhaltigen Fibrillen besteht. Woher bezieht dieser Filz seine Bestandtheile? Lissauer,[153]) der diesen Verhältnissen umständliche Berücksichtigung widmete, ist geneigt, ihn aus den in der Längsrichtung verlaufenden Nervenfortsätzen der Clarke'schen Zellen abzuleiten. Die Golgi'schen Bilder ergeben ein anderes Resultat: wir haben es offenbar hauptsächlich mit den durcheinander gewirrten Endbäumchen der sensiblen Collateralen zu thun, die hier, abweichend von dem Verhalten anderer Collateralen (Cajal), ihre Markscheiden bis in ihre letzten Verzweigungen hinein beibehalten. Dass es sich um diese und nicht um jene Fortsätze handelt, erhellt auch aus dem durch Schultze,[154]) Lissauer, Mott u. A. nachgewiesenen Faserschwund, der sich im Anschluss an die Entartung der Hinterstränge in den Clarke'schen Säulen bei Hinterwurzeldegeneration und namentlich Tabes (Initialsymptom nach Lissauer) einstellt, während die Zellen darin zumeist intakt bleiben.

Wie Stilling zeigte, fehlen Zellen vom Charakter der den Clarke'schen Säulen eigenthümlichen Elemente auch oberhalb und unterhalb des Gebietes, wo diese Kerne als geschlossene Gruppen in die Erscheinung treten, nicht, ja sie sind durch die ganze Länge des Rückenmarks an der betreffenden Stelle, wenn auch in zerstreuter Anordnung, nachweisbar. Dies wird auch durch die Golgi'sche Methode bestätigt, ja noch durch den bestimmten Nachweis ergänzt, dass sich die betreffenden Zellen in Bezug auf das Verhalten ihres Nervenfortsatzes thatsächlich an die Clarke'schen Zellen anschliessen (s. Zelle 34 der Taf. III). Nur durch den Typus ihrer Dendriten, die eine bescheidenere Verästelung, dafür aber eine freiere Ausbreitung aufweisen, weichen sie von jenen oft etwas ab.

Genau an der Grenze zwischen Hinterstrang und Hinterhorn, medial von den Clarke'schen Säulen, oft aber auch

---

[153]) H. Lissauer, Ueber die Veränderungen der Clarke'schen Säulen bei Tabes dorsalis. Fortschritte der Medicin, Bd. IV., 1884, S. 113.

[154]) Schultze, Beitrag zur Lehre von der secundären Degeneration. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 14, 1883, S. 359.

weiter vorn, halb schon im Anschluss an die hintere Begrenzung der grauen Commissur, enthüllt die Golgi'sche Methode manchmal sehr kleine, spindelförmige, ihre Dendriten theilweise in die weisse Substanz einsenkende Nervenzellen (Fig. 27, g). Bei den am medialsten gelegenen sehen wir gelegentlich spärliche Dendriten über die Mittellinie hinausgreifen, was an die von Cl. Sala (a. a. O. S. 19) beschriebene „hintere protoplasmatische Commissur" des Batrachierrückenmarkes erinnert. Eine oder die andere dieser Zellen stellt Strangzellen der Hinterstränge dar, indem sich ihr Nervenfortsatz in den Burdach-schen Strang hineinbegiebt (s. Zelle i. Fig. 27), wohl die meisten aber gehören in die Kategorie der Seitenstrangzellen. Der Fortsatz kann dabei einfach quer nach aussen ziehen, oder aber die Clarke'schen Säulen von vorn oder auch rückläufig von hinten umkreisen, wie es Zelle g Fig. 27 zeigt.

Strangzellen der Hinterhörner. Von allen Strangzellen des Rückenmarkes sind weitaus am spärlichsten die Zellen, die ihren Nervenfortsatz zu einem Bestandtheil der Hinterstränge werden lassen. Sowohl v. Kölliker wie van Gehuchten vermissten solche Elemente, was sich aus ihrer geringen Zahl und der Schwierigkeit ihrer Darstellung bei Säugern erklärt. Beim Hühnchen gelingt es aber unschwer, derartige Zellen zur Ansicht zu bringen. Nach Cajal's Darstellung lassen sich im Hühnchenrückenmarke zweierlei Formen unterscheiden: Hinterstrangzellen mit einfachem und solche mit getheiltem Nervenfortsatz; bei letzteren können wieder die Theilungsäste entweder beide in den Hinterstrang eintreten oder sie können eine divergirende Richtung einschlagen, wobei der eine den Hinterstrang, der andere den Vorderseitenstrang zu seinem weiteren Verlaufe benützt. Indess auch bei Säugern gelang es, derartige Zellen nachzuweisen (ich selbst sehe sie am schönsten beim Meerschweinchen und Kaninchen), und — was uns am meisten interessiren muss — auch im menschlichen Rückenmark vermochte ich nach Durchsicht vieler Präparate eine Anzahl solcher aufzufinden, wovon einige auf der Tafel III und in Figur 27 vergegenwärtigt sind.

Ich finde, dass die Zellen, die zu den Hintersträngen Beziehungen eingehen, zwei verschiedenen Typen angehören: ausser den regelrechten Strangzellen, wie sie in den Zellen 41 und 43 der Tafel III und der Zelle h der Figur 27 dargestellt sind, kommt hier noch eine eigenartige Zellgattung in Betracht, die eine Uebergangsform von den Golgi'schen Zellen des Hinterhorns zu den typischen Strangzellen darstellt, sie soll weiter unten zur Sprache gebracht werden. —

Die einfachsten Verhältnisse lässt die in der medialen Hälfte der Hinterhörner, aber hinter dem Gebiet der Clarke'schen Säulen befindliche niedliche, kleine Zelle 41 erkennen; ihr Nervenfortsatz entspringt von der der Dendriten entbehrenden medialen Seite und senkt sich unter starker Krümmung und Abgabe zweier kurzer Seitenfibrillen in den Burdach'schen Strang ein. Ein wesentlich gleiches Verhalten weist die mehr spindelförmige

Zelle h der Fig. 27 auf; auch diese liegt in der medialen Hälfte des Hinterhorns. Nicht so Zelle 43, die in dessen laterale Abtheilung, fast schon in die Nähe des Seitenstranges, hinausververlagert ist. Sie schliesst sich der vorderen Grenze der Rolando'schen Substanz unter querer Ausdehnung ihrer Dendriten an. Ihr Fortsatz schreitet unter mehrfacher winkeliger Knickung gegen den Hinterstrang hin; auf dem Wege dahin giebt er einen zarten, aber nicht gerade kurzen Seitenzweig ab, der am vorderen Rand der Rolando'schen Substanz frei ausläuft. —

Der Schluss also, zu dem wir auf diese Beobachtungen hin berechtigt sind, ist der, dass an der Bildung der Hinterstränge — ob allein an der der Burdach'schen oder auch der Goll'schen Abtheilung, liess sich nicht ausmachen — ausser den Hinterwurzelfasern unzweifelhaft auch einige Nervenzellen der Hinterhörner durch ihren Axencylinderfortsatz betheiligt sind, dass aber ihr Antheil daran bei ihrer beschränkten Zahl gewiss nur sehr gering sein kann. Aus den Clarke'schen Säulen beziehen die Hinterstränge, wie ich nochmal hervorheben möchte, keine einzige Faser. Alles spricht dafür, dass sie — einschliesslich der Goll-schen Stränge — zum weitaus überwiegenden Theile aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzeln bestehen.

Zu den Hintersträngen rechnet man auch die den hinteren Umfang der Rolando'schen Substanz auf der hinteren Seite bedeckende Schichte weisser Substanz, die Lissauer[155]) als Randzone, Waldeyer (Gorilla-Rückenmark S. 21) als Markbrücke eingeführt hat. Auch für diese liess sich nachweisen, dass sie ihre Elemente ausser den sensiblen Fasern zu einem geringen Theil noch aus Nervenzellen der grauen Hintersäulen empfängt. Diese Zellen haben ihre Lage in der Rolando'schen Substanz, die wir nun genauer betrachten wollen.

Das, was man als Rolando'sche Substanz oder auch als Kopf der Hinterhörner bezeichnet, zerfällt in zwei distinkte Abschnitte von allerdings ungleicher Mächtigkeit: in die eigentliche Rolando'sche Substanz und eine sich ihr hinten saumartig anschliessende schmale Schicht, die mehr den Charakter der typischen grauen Substanz besitzt und mit Waldeyer als Zonalschicht der Hinterhörner bezeichnet werden mag. Lissauer nennt sie „spongiöse Zone der gelatinösen Substanz". Sie ist schon früher von einer Anzahl von Forschern als besondere Schichte gekennzeichnet worden; man hatte auch vielfach wahrgenommen, dass sie einige grosse spindelförmige, mit der Axe quer, d. h. dem hinteren Rand der Hinterhörner parallel gelagerte Nervenzellen in sich einschliesse. Derartige Beobachtungen findet man schon bei Remak, Kölliker, Schröder

---

[155]) H. Lissauer, Beitrag z. Faserverlauf im Hinterhorn des menschlichen Rückenmarkes. Archiv f. Psychiatrie, Bd. 17, 1886, S. 377.

v. d. Kolk,[156]) Clarke,[157]) W. Krause[158]) und Schwalbe a. a. O. S. 347 niedergelegt. Allein über den Verbleib des Nervenfortsatzes dieser Zellen konnten uns natürlich die früheren unvollkommenen Methoden keinen Aufschluss geben. Erst die Golgische Methode brachte hier, in den Händen Cajal's, Licht. Nach vergeblichen Bemühungen bei Säugern gelang es Cajal[159]) endlich beim Hühnchen, den Spuren des Ausläufers dieser in Fig. 29 mit den Buchstaben a, b, c bezeichneten langausgezogenen, schwach verästelten Zellen bis an seine vorläufige Endstation, die weisse Substanz, zu folgen. Es zeigte sich, dass er gleich oder erst nach kurzem marginalem Verlauf die Rolando'sche Substanz in der Richtung nach vorn durchsetzt, sich dann aber seitwärts wendet, um sich im Gebiet des Seitenstranges der weiteren Beobachtung zu entziehen. Es liegen hier also „Seitenstrangzellen" vor. In zwei Fällen Cajal's theilte sich der Fortsatz dieser Células limitantes T-förmig, wobei der eine Ast in den Seitenstrang überging, der andere sich nach dem Hinterstrang zurückwandte, um darin in die Längsrichtung einzubiegen.

Aber inmitten der eigentlichen Rolando'schen Substanz selbst hat man eine Anzahl von Nervenzellen constatiren können. Den ersten Nachweis solcher verdanken wir Gierke,[160]) H. Virchow[161]) und Waldeyer a. a. O. S. 100. Allein erst die Golgi'sche Methode ermöglichte eine genauere Feststellung ihres Verhaltens (Zelle 23 der Tafel III). Nach den Erfahrungen Cajal's, auf die wir uns in Ermangelung eigener Befunde beschränken müssen, scheinen diese Zellen bei Säugern und beim Hühnchen etwas verschiedene Charaktere zur Schau zu tragen. Bei Säugern schildert sie Cajal als sehr kleine, aber dafür ausserordentlich reichlich und fein verästelte Elemente, die in den mittleren Zonen der Substanz wie in zusammenhängender Reihe in der Querrichtung nebeneinander stehen. Der am hinteren Pol entspringende Nervenfortsatz soll durch die Rolando'sche Substanz hindurch sagittal nach hinten ziehen, um in das Gebiet der Randzone als Längsfaser einzutreten. Oft ist an ihm ein rückläufiger, in der Substanz frei endigender Ast vorhanden.

Etwas anders verhalten sich die Zellen, die Cajal neuerdings in der Rolando'schen Substanz des Hühnchens beschrieben hat (s. Fig. 29). Wir begegnen hier der schon in einem früheren Abschnitt berührten hochinteressanten Angabe, dass man es hier

---

[156]) J. L. C. Schröder v. d. Kolk, Bau und Functionen der Medulla spinalis. Braunschweig, 1859.

[157]) J. L. Clarke, Further researches on the grey Substance of the spinal cord. Philos. Transact. 1858, P. I.

[158]) W. Krause, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover, 1876, S. 389.

[159]) S. R. y Cajal, Pequeñas contribuciones . . . La sustancia gelatinosa de Rolando, p. 52.

[160]) H. Gierke, Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 26, 1886, S. 144.

[161]) H. Virchow, Ueber Zellen in der Substantia gelatinosa Rolandi. Ref. im Neurol. Centralblatt, Jahrg. VI, 1887, S. 263.

mit Zellen zu thun habe, die oft mehr als einen typischen Nervenfortsatz aufweisen. Die sehr feinen Ausläufer, für deren Darstellung ich in der der Cajal'schen Mittheilung entlehnten Fig. 29, Zellen d, e, f, die rothe Farbe gewählt habe, ziehen zumeist in den Burdach'schen Strang oder die Randzone, manchmal aber, wie bei Zelle d, lassen sie sich in den Seitenstrang verfolgen. Cajal glaubt Anhaltspunkte dafür gewonnen zu haben, dass ausser den zwei bestimmt erkennbaren oft noch eine weitere Anzahl wirklicher Nervenfortsätze angelegt sei, doch konnte er in dieser Beziehung zu keinem abschliessenden Ergebniss gelangen.




Fig. 29. Querschnitt durch die Rolando'sche Substanz des Rückenmarks eines 13tägigen Taubenembryos nach S. R. y Cajal Pequeñas contribuciones ... V. La sustancia gelatinosa de Rolando, Fig. 13, p. 51. — a, b, c = grosse, spindelförmige Nervenzellen in der Zonalschicht der Rolando-schen Substanz (células limitantes); d, e, f = sternförmige Zellen der Rolando'schen Substanz mit mehreren Nervenfortsätzen.

Golgi'sche Zellen. Die letzte Zellengattung, die eine nähere Betrachtung erheischt, umfasst jene hochinteressanten Formen, die ihrem Entdecker zu Ehren Golgi'sche Zellen genannt werden und deren wesentliches Merkmal in der ausserordentlich feinen Aufsplitterung ihres Ausläufers in der Nähe seines Ursprunges besteht. Der Nachweis dieser zierlichen Zellen ist im Rückenmarke mit keinen Schwierigkeiten verbunden und es eignen sich dazu hauptsächlich grössere Säuger, wie Hund, Kalb, Rind; auch im menschlichen Rückenmarke vermochte ich viele davon, allerdings nur im Lumbaltheil, schön darzustellen, wovon einige auf den Tafeln II. (e) und III. (16 und 18), sowie in der Figur 30 zur Ansicht gebracht sind.

Abweichend von Golgi's, Cajal's, v. Kölliker's und van Gehuchten's Darstellung, die diese Zellformen in allen Theilen der Hinterhörner mit Einschluss der Rolando'schen Substanz vorkommen lassen, (nach Edinger a. a. O. S. 140

finden sie sich sogar überall über den Querschnitt verbreitet) scheinen sie mir bei dem Menschen eine bedeutend beschränktere Localisation aufzuweisen. Ich finde sie nirgends anders, als im medialen Gebiet der Wurzel der Hinterhörner, in der Gegend, die im Dorsolumbaltheil von den Clarke'schen Säulen in Anspruch genommen wird und in dem sich daran anschliessenden Rayon. Es handelt sich um kleinere rundliche oder eckige, mitunter auch etwas in die Länge gezogene Elemente mit schwacher Dendritenentwickelung; es ist, als ob die ganze Expulsionskraft der Zelle durch die Verästelung ihres Nervenfortsatzes absorbirt würde. Dieser entspringt in der Mehrzahl der Fälle an der medialen Seite der Zelle, nähert sich etwas dem Hinterstrange, zerfällt aber schon zuvor dichotomisch in



Fig. 30. Golgi'sche Zelle aus dem Hinterhorn eines menschlichen Foetus von 35 Ctm. L.; * = Nervenfortsatz.

divergirende Aeste, die die Richtung ihres Stammes nicht weiter fortsetzen, sondern sich gegen die Zelle zurückbiegen. Sie umringen diese gleichsam, gehen aber darüber nach allen Richtungen hin hinaus, wobei sie sich unter allmählicher Verdünnung noch weiter aufsplittern, bis sie schliesslich in sehr feine Endzweige verlaufen. Die meisten Aeste und namentlich die letzten und vorletzten lassen einen geraden, gestreckten Lauf erkennen und können sich daher, befördert noch durch ihren vorwiegend rechtwinkeligen Ursprung, über umfangreiche Gebiete des Hinterhorns ausbreiten, ja vielfach in die Mittelzone der grauen Substanz oder mit feinen Aestchen auch in den Hinterstrang hineindringen. Bei ihrer glatten Beschaffenheit und ihrem regelmässigen Lauf ist es unschwer, sie von den Dendritenverästelungen zu unterscheiden.

Aber nicht bei allen Golgi'schen Zellen liegen die Verhältnisse so klar. Schon bei v. Kölliker finden wir die Entdeckung niedergelegt, dass man aus der Verästelung des Fortsatzes oft einen stärkeren Stamm hervorgehen sieht, der in hohem Maasse das Aussehen eines Axencylinders darbietet. In Kölliker's Fällen hörte dieser stets wie abgeschnitten auf, so dass über seine weiteren Verhältnisse kein Aufschluss gewonnen werden konnte. So war es auch bei einigen von den analogen Fällen, die ich zu beobachten in der Lage war. Aber nicht bei allen. In der Zelle 18 der Tafel III. sieht man einen Fall dargestellt, wo man den aus der Verästelung entspringenden stärkeren Ast deutlich in den Burdach'schen Strang verfolgen kann. Dass es sich hier um eine richtige Betheiligung an der Bildung der Hinterstränge und nicht nur um ein dendritenartiges Hineinragen in die weisse Substanz mit baldiger Endigung handelt, darf man einerseits aus der Breite jenes Astes, andererseits aus der Beobachtung von Zellen ableiten, die, wie Zelle 38 der Tafel III., unzweifelhaft Hinterstrangzellen darstellen, aber durch ihre entsprechende Lage, den zickzackförmigen Verlauf ihres Fortsatzes und noch mehr durch dessen starke und lange Seitenäste ihre nahe Verwandtschaft mit der Golgi'schen Zellform handgreiflich an den Tag legen. Das Ergebniss also, zu dem wir gelangen, ist, dass es zwischen typischen Golgi-schen Zellen und Zellen des Hinterstranges wirkliche Uebergangsformen oder Combinationsformen giebt, bei denen der aus der Zelle hervorgehende Fortsatz einen Theil seiner Masse zu einer reichlichen Verästelung aufsplittert, den andern aber im Anschluss an den Deiters'schen Zelltypus als Längsfaser in die Hinterstränge sendet.

Die Collateralen der Vorderseitenstränge. Untersucht man einen nach Weigert's Methode gefärbten Querschnitt des Rückenmarkes, so sieht man eine grosse Menge von Faserbündeln aus den Vorder- und Seitensträngen in die graue Substanz eindringen. Schon früher hatte man erschlossen — positive Anschauungen nach dieser Richtung hin gewährten die früheren Methoden nicht —, dass an diesen Faserzügen zweierlei Fasergattungen betheiligt seien: Axencylinderfortsätze, die aus den Zellen der grauen Substanz in die weissen Stränge hinausstreben und direkte Einbiegungen der in der weissen Substanz verlaufenden Längsfasern, welch letztere im Grunde genommen auch nichts anderes darstellen, als die weiteren Fortsetzungen jener Ausläufer. Die Ergebnisse, die uns die Golgi'sche Methode lieferte, bestätigten die doppelte Zusammensetzung jener Bündel; während aber die erste Hälfte jener Vermuthung, die Betheiligung hinaustretender Nervenfortsätze an diesen als richtig befunden wurde, zeigte es sich, dass in Betreff der zweiten Hälfte eine Modification vorgenommen werden muss. Nur ein geringer Bruchtheil jener Einstrahlungen entspricht nämlich den direkten Endstücken der Längsfasern, bei den meisten handelt es sich vielmehr nur um Nebenäste, Collateralen, die die Längsfasern während ihres auf- und ab-

steigenden Verlaufs rechtwinkelig an die graue Substanz abgeben.

Die Entdeckung dieser wichtigen Einrichtungen des Markes verdanken wir Golgi. Allein der allgemeinen Beachtung sind die Collateralen erst theilhaftig geworden, nachdem sie Cajal nochmal und präciser dargestellt und in ihrer functionellen Wichtigkeit beleuchtet hatte. Golgi und namentlich Cajal zeigten, dass alle Längsfasern der weissen Stränge von Stelle zu Stelle feine Zweigchen aus sich hervorgehen lassen, die tief in die graue Substanz hineindringen, um darin durch Aufsplitterung in ausserordentlich zarte Aeste ein freies Ende zu finden, wobei sie die Nervenzellen umspinnen, richtiger sich mit deren Dendriten verfilzen. Ihr Ursprung erfolgt an den Längsfasern, wie das schon oben für die sensibeln Collateralen mitgetheilt wurde, mit einer kleinen Verdickung (s. Fig. 22), häufig in der Weise, dass die Faser an der betreffenden Stelle einen kleinen Vorsprung bildet. Was man früher für direkte Endigungen der Längsfasern hielt, entspricht der überwiegenden Mehrzahl nach nur Collateralen. Der erste, der Golgi's und Cajal's Angaben für Säuger bestätigen und durch wichtige Zusätze erweitern konnte, war v. Kölliker. An guten Längsschnitten fand v. Kölliker keine längere longitudinale Faser, die nicht Collateralen entsendet hätte.

In physiologischer Beziehung hat der Nachweis der Collateralen auf unsere Vorstellungen über die Wirkungsweise der in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes gelegenen Nervenzellen auf einander wesentlich umgestaltend eingewirkt. Es ergiebt sich, dass diese gegenseitige Beeinflussung viel umfassender ist, als man bis dahin gedacht hatte. Schon früher hatte man ja gewusst, dass es viele Zellen giebt, die ihren Nervenfortsatz als Längsfaser in die weisse Substanz eintreten lassen, ihn aber nicht bis ins Gehirn hinauf senden, sondern ihm noch innerhalb des Rückenmarkes durch Einlenkung in die graue Substanz ein Ende bereiten. Man nannte die Complexe solcher Fasern, für deren Existenz u. A. Gaule [162]) durch seine sinnreichen und gründlichen Faserzählungen am Rückenmark des Frosches so bestimmte Beweise beigebracht hatte, „kurze Bahnen". Den Entladungspunkt der von der Zelle ihrem Fortsatze mitgetheilten Erregung hatte man aber dabei einzig in die Endspitze des Ausläufers verlegt, und demgemäss angenommen, dass die Ursprungszelle nur auf diejenigen Zellgruppen einzuwirken geeignet sei, in deren Bereich ihr Fortsatz sein Ende erreiche. Nach den neuen Enthüllungen wissen wir nun, dass dem nicht so ist. Die Zelle vermag das ganze Gebiet der grauen Substanz, an dem ihr Fortsatz vorbeiläuft, mit Hülfe der von dem letzteren successiv abgehenden Collateralen wirksam zu beeinflussen; auch lange Bahnen, die wie

[162]) J. Gaule, Zahl und Vertheilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Abhandl. d. mathem.-phys. Classe d. königl. sächsischen Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV., 1889, S. 739.

die Kleinhirnstrangbahn, erst weit oben im verlängerten Mark endigen, können unterwegs zur grauen Substanz des Rückenmarkes Beziehungen eingehen.

In der Anordnung und Verlaufsrichtung der Collateralen lassen sich, wie das schon Cajal und v. Kölliker für Hühnchen und Säuger hervorgehoben und dargelegt haben, je nach den verschiedenen Regionen des Querschnittes gewisse Besonderheiten nachweisen. Auch beim Menschen ist dies der Fall, daher eine Einzelbetrachtung der verschiedenen Collateralkategorieen geboten ist.

Die Collateralen des innersten, die vordere Fissur begrenzenden Theiles der Vorderhörner gehören zu den zartesten. Sie schlagen verschiedene Richtungen ein. Die meisten verästeln sich in der Commissurengruppe der Vorderhörner, andere dringen tiefer in das Innere der Vorderhörner hinein und erreichen deren centrale Theile wie auch die mediale motorische Gruppe. Die zur letzteren ziehenden Collateralen sammeln sich mitunter zu einem compakteren queren Bündelchen. Cajal hat gezeigt, dass sich beim Hühnchen und auch bei Säugern zahlreiche Vorderstrangcollateralen in der vorderen Commissur kreuzen. Kölliker und van Gehuchten stimmen ihm bei. Beim Menschen gelang es mir nie, im Lumbaltheil, den ich hauptsächlich untersucht habe, einen Eintritt von Collateralen in die vordere Commissur aufzufinden, aber manche Gründe lassen vermuthen, dass in den Gebieten, wo eine Vorderstrangpyramidenbahn vorhanden ist, die Collateralen dieser sich in der vorderen Commissur kreuzen.

Die Einstrahlung der Collateralen und der lateralen Abtheilung des Vorderstranges erfolgt hauptsächlich zwischen die Zellen der motorischen Gruppen. Manche Collateralen dringen aber in tiefere Ebenen ein und endigen im Kern der Vorderhörner. Sehr viele davon benützen als Eintrittspforte die zellenarme Strasse, die die beiden motorischen Gruppen zwischen sich übrig lassen. Das Bündel, das man hier eindringen sieht, besteht seiner Hauptmasse nach aus Collateralen. — Cajal's Angabe, dass sich die Collateralen der Vorderstränge vor den anderen durch besondere Stärke auszeichnen, stimmt, wie es scheint, nur für das Hühnchen. Beim Menschen und bei Säugern vermag ich sie auf Grund meiner Praeparate ebensowenig, wie v. Kölliker, zu bestätigen. Hier werden die weitaus stärksten Collateralen unzweifelhaft durch die der Hinterstränge, d. h. durch die sensibeln Collateralen dargestellt.

Die Collateralen des vorderen, noch die Convexität der Vorderhörner umsäumenden Abschnittes der Seitenstränge (Gowers'scher Strang, Grundbündel) treten hauptsächlich zu den motorischen Zellen in Beziehung, und zwar auf zweifachem Wege: direkt, indem sie sich von der äusseren Seite her hineinsenken und auf einem kleinen Umweg, indem sie zu kleinen Bündelchen gesammelt im Seitenstrang etwas nach hinten ziehen um dann, die Vorderhörner bogenförmig umkreisend,

von der hinteren Seite in sie einzudringen. Manche Aeste erreichen freilich auch tiefere Zonen der grauen Substanz.

Von allen Gebieten der Vorderseitenstränge ist es die der Einsenkung zwischen Vorder- und Hinterhorn entsprechende Hauptabtheilung der Seitenstränge, woraus die Collateralen am reichlichsten in die graue Substanz einstrahlen. Die Einstrahlungsrichtung ist verschieden. Die am meisten in die Augen springenden Bündel sind diejenigen, die in die Vorderhörner eintauchen. Oft handelt es sich dabei weniger um eine diffuse Einstrahlung, als vielmehr um geschlossene Bündelchen, die ihre Elemente (im Lumbalmark) hauptsächlich aus den mittleren Theilen des genannten Gebietes sammeln, um in nach vorn gerichtetem Verlaufe die motorischen Gruppen der Vorderhörner zu erreichen und darin pinselförmig auseinanderzufahren, wobei sich ihre Bestandtheile zwischen den Zellen zu Endbäumchen aufzweigen. Der Hauptsache nach — aber nicht ausschliesslich — stehen sie zu der lateralen Gruppe in Beziehung. Zu diesen Vorderhornbündelchen der Seitenstrangscollateralen gesellen sich offenbar auch die Collateralen der Pyramidenseitenstrangbahn. Ganz positive Befunde hierüber stehen mir nicht zur Verfügung, da an den meisten meiner dem Halsmark entnommenen Praeparate die Pyramidenbahnen unimpraegnirt blieben, natürlich mitsammt ihren Col-

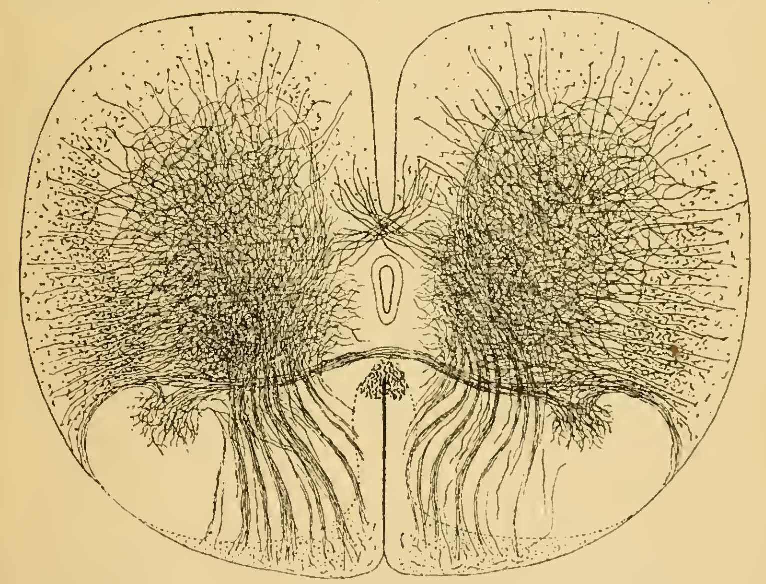


Fig. 31. Querschnitt durch das Lendenmark eines 2tägigen Hundes. Impraegnation der Collateralen des Vorder-Seitenstranges, der Fasern der vorderen Commissur, der sensibeln Collateralen und der hinteren Commissur. Nach van Gehuchten (La Structure des Centres nerveux, La Cellule, Tome VII., 1891, Fig. 19).

lateralen, selbst wenn in den benachbarten Theilen der weissen Substanz die Reaction reichlich eingetreten war.

Aber nicht minder reichlich strömen aus den Seitensträngen

Collateralen in die übrigen Zonen der grauen Substanz: in den Kern der Vorderhörner, das Mittelgebiet und auch in das Hinterhorn, bis zum vorderen Rand der Rolando'schen Substanz hinein. Alle diese Fasern lassen einen ziemlich geradlinigen Verlauf erkennen, so dass sie namentlich den seitlichen Theilen der grauen Substanz ein gestreiftes Aussehen verleihen.

Die Collateralen sind es hauptsächlich — einschliesslich der sensiblen Collateralen —, die durch ihre üppige Invasion und ihre Aufsplitterungen das dichte Fasergewirr der grauen Substanz hervorbringen. Dass sie daran den Hauptantheil haben, erkennt man an Golgi'schen Praeparaten, wo sich, wie in Fig 31, nur die von allen Seiten in die graue Substanz eindringenden Collateralen impraegnirt zeigen. Am dichtesten scheint mir der Filz in den Hinterhörnern zu sein. Gegen die centralen Theile des Querschnittes erscheint das Gewirr allmählig lockerer und hört im Umkreise des Centralkanales ganz auf. Daher tritt die centrale gelatinöse Substanz auch an Weigert-schen Schnitten in der Regel scharf durch ihren Fasermangel hervor. Auch in der eigentlichen Rolando'schen Substanz vermissen wir den Filz.

Für die Bestimmung der Endigungsweise der Längsfasern der Vorderseitenstränge stehen uns die gleichen Beobachtungen zur Verfügung, wie sie bei der Besprechung der Endigung der Hinterstrangfasern aufgeführt worden sind. Man sieht an Längsschnitten der weissen Substanz ab und zu Längsfasern, die plötzlich „ellbogenartig“ in die Querrichtung einlenken, um gleich den Collateralen in die graue Substanz einzutauchen und darin in frei auslaufende Endäste zu zerfallen. Natürlich handelt es sich hier um Fasern, die zu den „kurzen Bahnen“ gehören; für die Bestandtheile der aufsteigenden „langen Bahnen“ dürfen wir ein ähnliches Endschicksal in den grauen Massen des verlängerten Markes und in der Kleinhirnrinde annehmen.

Topographische Uebersicht der grauen Substanz. Nachdem wir nun alle Elemente, die sich an der Bildung der grauen Substanz betheiligen, einzeln betrachtet haben, erübrigt noch, dass wir sie in ihrem topographischen Zusammenhange ins Auge fassen. Es wird sich dies am geeignetsten in der Weise ausführen lassen, dass wir die einzelnen Regionen des Querschnittes auf die sie zusammensetzenden Bestandtheile zurückführen.

Die Mitte des Querschnittes nimmt der Centralkanal ein, der durch die epithelartig angeordneten Zellkörper der Ependymzellen umringt wird. Von der inneren Oberfläche jeder Zelle ragt ein starres Stiftchen (Ependymhärchen) in das Lumen des Kanales hinein. Die den Centralkanal unmittelbar umgebende Zone (centrale gelatinöse Substanz) gewinnt durch besonders reichlich verzweigte und mit ihrer Verästelung concentrisch angeordnete Gliazellen einen besonderen Charakter. Sie erscheint radiär durchsetzt durch die peripherischen Ausläufer der Ependymzellen. An nervösen Elementen ist sie arm;

nur spärliche Zellen betreten ihr Gebiet, die hauptsächlich Commissurenzellen (vorn und seitlich) und Strangzellen des Seitenstranges (hinten) darstellen. Des Nervenfilzes entbehrt sie fast vollkommen.

Die vordere Commissur umfasst als wesentlichste Elemente die sich in reicher Fülle kreuzenden markhaltigen Nervenfortsätze der Commissurenzellen. Einen zweiten Bestandtheil besitzt sie bei Säugern und Vögeln an den sich in ähnlicher Weise kreuzenden Vorderstrangcollateralen, die allerdings beim Menschen nicht mit Bestimmtheit nachgewiesen werden konnten. Bei den meisten Säugern ragen auch vielfach die Dendriten der am medialsten gelegenen motorischen Zellen und Commissurenzellen in die vordere Commissur hinein (Cajal's protoplasmatische Commissur); im menschlichen Marke ist das selten der Fall, dafür aber lagern sich hier hin und wieder einzelne Commissurenzellen in die Commissur selbst hinein. Als Grundlage der vorderen Commissur erkennen wir die Neuroglia, die hier theils durch besonders stark verästelte, ihre büschelartigen Aeste in grosser Zahl durch die Commissur hindurchstreckende Neurogliazellen (Neurogliacommissur) vertreten ist, theils durch die vom Centralkanal zur vorderen Fissur hinziehenden Ependymfasern, die sich in meridianartiger Anordnung zur Bildung des vorderen Ependymkeiles zusammenneigen.

Im Vorderhorn fallen zunächst drei ansehnliche Zellennester auf: lateral die zwei grossen motorischen Gruppen, eine medial-vordere und eine lateral-hintere und medial die Commissurengruppe. Die motorischen Gruppen bestehen aus den Ursprungszellen der vorderen Wurzeln und aus einem dichten Nervenfilz, woran sich einerseits die motorischen Zellen selbst durch ihre fein aufgesplitterten Dendriten und die unscheinbaren Collateraläste ihres Nervenfortsatzes, andererseits aber zahlreiche Nervenfibrillen betheiligen, die in die geradezu als Central- oder Knotenpunkte der grauen Substanz erscheinenden Kerne von allen Seiten eindringen und darin in freie Endbäumchen auslaufen. Von vorne strahlen ein: Collateralen der Vorder-Seitenstränge und einbiegende Längsfasern selbst; von der medialen Seite: Collateralen und einbiegende Stammfasern aus der medialen, namentlich der der vorderen Fissur zugekehrten Abtheilung der Vorderstränge, Collateraläste der an den motorischen Kernen medial vorbeiziehenden Fortsätze der Vorderstrangzellen; von aussen und aussen-hinten: Collateralen und Stammfasern der Seitenstränge incl. Pyramidenseitenstrangbahn; von hinten: die aus der medialen Portion der Hinterwurzeln entspringenden Collaterales postero-anteriores oder Reflex-collateralen (Kölliker). Alle diese Fibrillen fasern sich in den Kernen in reichlichster Weise auf, umspinnen die Nervenzellen geflechtartig und verfilzen sich untereinander und mit den Dendriten zu einem dichten, theilweise markhaltigen Gewirr, das noch verwickelter wird durch Hinzutritt eines sich damit innig unterflechtenden Neurogliafilzes, hauptsächlich aus den Verästelungen der Deiters-schen Zellen bestehend. Eine weitere Complication erwächst den

Vorderhörnern durch eine Anzahl von Fasergebilden, die die Kerne nur einfach durchziehen, wie die Anfangsstücke der in ihnen entspringenden motorischen Wurzelfasern und die sie radiär durchsetzenden Fortsätze der Vorderseitenstrangzellen, sowie auch die nach der Peripherie ausstrahlenden Ausläufer der Ependymzellen; dazu kommt schliesslich das sie reichlich durchspinnende Capillarnetz. — Die Commissurengruppe begreift an Nervenkörpern ausschliesslich Commissurenzellen in sich, d. h. Zellen, deren Fortsätze auf die andere Seite hinübertreten. Aus dem Vorderstrang, namentlich aus dessen medialem, fissuralem Abschnitt gelangen zahlreiche Collateralen zwischen ihre Zellen und von der lateralen Seite sehen wir auch manche Seitenzweigchen aus den Fortsätzen der Vorderstrangzellen in sie eindringen. Ein Eintreten sensibler Collateralen in diese Kerne konnte nicht bestimmt beobachtet werden.

Der hinter den motorischen Gruppen befindliche, von diesen und der Commissurengruppe gleichsam umfasste Abschnitt der Vorderhörner wurde im Laufe dieser Arbeit als „Kern der Vorderhörner" bezeichnet. Dieses Gebiet beherbergt in zerstreuter Anordnung Strangzellen der Vorderstränge und der vordersten Abtheilung der Seitenstränge, in seinen medialen Theilen wohl auch Commissurenzellen.

Das ausgedehnte Feld zwischen der Wurzel der Vorderhörner und dem frei hervorstehenden Abschnitt der Hinterhörner stellt die „Mittelzone der grauen Substanz" dar. Sie weist zahlreiche Nervenkörper auf, die hier als „Mittelzellen" eine etwas gedrängtere Anordnung erkennen lassen. Die Mehrzahl derselben wird durch Seitenstrangzellen gebildet, spärlicher sind die Vorderstrangzellen und die Commissurenzellen, welch letztere nur der medialen und vorderen Hälfte dieses Feldes angehören. Ansehnliche Collateralenbündel dringen in dieses Gebiet aus dem Seitenstrang ein, von hinten empfängt es eine üppige Einstrahlung sensibler Collateralen, theils solcher, die sich schon darin in ihre Endbäumchen auflösen, theils solcher, die es blos zum Durchtritt auf dem Wege nach den Vorderhörnern benützen. Im Dorsolumbaltheil erscheint die Mittelzone quer durchsetzt durch die Flechsig'schen horizontalen Kleinhirnbündel, d. h. die Nervenfortsätze der Zellen der Clarke'schen Säulen.

Das Seitenhorn enthält als Hauptbestandtheil Seitenstrangzellen, daneben auch noch sporadische Zellen, deren Fortsätz nach dem Vorderstrang hinziehen. All diese Zellen erscheinen von zahlreichen Seitenstrangcollateralen umrankt.

In den Clarke'schen Säulen finden wir multipolare Elemente, deren Fortsatz nach winkeliger Biegung in den Seitenstrang einmündet, also: Zellen der Seitenstränge. Ihren zweiten Bestandtheil bildet ein Complex sensibler Collateralen aus der mittleren oder Einstrahlungszone des Burdach'schen Stranges, die sich darin in complicirter Weise verästeln. Selbstverständlich kommen noch Neuroglia und Blutgefässe hinzu.

Die Hinterhörner zerfallen mit Rücksicht auf ihren inneren Bau von vorn nach hinten gerechnet in folgende Abschnitte: Basis, Kern (Waldeyer), Substantia gelatinosa Rolandi, Zonalschnitt. Sie stellen einen Versammlungsort verschiedenster Zellformen und Zellkategorien dar. Die überwiegende Mehrzahl davon, fast alle sog. „solitären Hinterhornzellen“ repräsentiren Zellen der Seitenstränge, mit Eintritt des Ausläufers in die Grenzschicht der grauen Substanz.

Im medialen Bezirk der Hinterhornbasis ist der Sitz der Golgischen Zellform, d. h. der Zellen mit kurzem, stark aufgesplittertem Fortsatz; manche davon bilden aber einen fast unmerklichen Uebergang zu den Zellen der Hinterstränge, indem einer ihrer Theilungsäste in die Burdach'schen Stränge eintritt. Typische Exemplare von Hinterstrangzellen kommen hauptsächlich im Grenzgebiet zwischen dem eigentlichen Hinterhorn und der Rolando'schen Substanz zur Beobachtung. Das ganze Hinterhorn erscheint kreuz und quer durchflochten durch Collateralen. Sie entstammen zum Theile der Grenzschicht der grauen Substanz, zum Theile, und zwar zahlreicher, dem ganzen Gebiet des Hinterstranges; letztere stellen die sensibeln Collateralen, die Derivate der hinteren Wurzeln dar. Ein Theil davon dringt in das Hinterhorn direkt von hinten ein, nach Durchsetzung der Rolando'schen Substanz, ein anderer Theil betritt es von der medialen Seite her, aus den eigentlichen Burdach'schen Strängen. Die reichliche Aufsplitterung der sensibeln Collateralen veranlasst in den Hinterhörnern, unter Betheiligung der Dendriten der daselbst gelegenen Nervenzellen sowie der Seitenstrangcollateralen, die Bildung eines dichten sensibeln Filzes. Am complicirtesten erscheint dieser in der Concavität der Rolando'schen Substanz, in dem Theil, den Waldeyer Kern der Hinterhörner genannt hat.

Die Rolando'sche Substanz verdankt ihre besondere Beschaffenheit vor Allem ihren ungemein reich verästelten Gliazellen und ihren pelzig-buschigen Gliafasern, welch letztere theils in ihr selbst entspringen, theils aus weiter vorn gelegenen Zellen als deren peripherische Ausläufer herkommen. Auch eine Anzahl üppig verzweigter Nervenzellen findet sich in ihr eingebettet, deren Nervenfortsätze sich zur Lissauer'schen Randzone und zum Burdach'schen Strang wenden, um darin die Längsrichtung einzuschlagen. Von der vorderen Seite her senken die unmittelbar vor ihr gelegenen Nervenzellen ihre Dendriten tief in sie ein. Zahlreiche Nervenfasern durchsetzen sie in meridionaler, arkadenförmiger Anordnung in der Richtung von hinten nach vorn. Sie entsprechen hauptsächlich den Collateralen der lateralen Hinterwurzelportion; manche davon finden schon innerhalb der Rolando'schen Substanz durch Aufzweigung ihr Ende. Daneben dürften auch die zu ihrer Endigung in die graue Substanz einbiegenden direkten Fortsetzungen der sensibeln Theilungsäste, ja beim Menschen auch manche noch ungetheilte sensible Fasern vertreten sein. An vielen sensibeln Fasern, namentlich im menschlichen Rückenmarke, geht die Cajal'sche Bifurcation erst in der Rolando-

schen Substanz vor sich. Als letzter Bestandtheil erscheinen die sie in der Richtung nach vorn durchmessenden Nervenfortsätze der in der Zonalschicht befindlichen Nervenzellen.

In der die Rolando'sche Substanz an der hinteren Seite umsäumenden Zonalschicht gewahren wir einerseits spärliche quergelagerte spindelförmige Zellen, deren Nervenfortsätze durch die Substanz hindurch in die Grenzschicht der grauen Substanz einlenken (Seitenstrangzellen), andererseits eine Anzahl tangential verlaufender Nervenfasern, die verschiedenen Ursprunges sind, indem sie theils Nervenfortsätze der soeben geschilderten cellulae limitantes sowie der Zellen der Rolando'schen Substanz, theils sensible Stammfasern und Collateralen darstellen.

Die hintere Commissur des Menschen besteht aus sensibeln Collateralen, die sich aus der vorderen Abtheilung des Burdach'schen Stranges ablösen, um nach bogenförmiger Ueberschreitung der Mittellinie im Hinterhorn der anderen Seite, vor der medialen Hälfte der Rolando'schen Substanz mit freien Arborisationen zu endigen. Jenseits der Mittellinie schliessen sich ihnen ungekreuzte Collateralen aus dem Burdach'schen Strang an. Ab und zu kreuzen sich auch einige Dendriten der Hinterhornzellen in der Mittellinie.

Die weisse Substanz des Rückenmarkes. Die Rückenmarksstränge setzen sich aus dreierlei Fasergattungen zusammen:

1) Aus Fasern, die die Fortsetzungen der hinteren Wurzeln darstellen und von den Spinalganglien her in das Rückenmark eindringen.

2) Aus Fasern, die vom Gehirn herkommen, als absteigende Fortsätze darin befindlicher Nervenzellen.

3) Aus Fasern, die als Nervenfortsätze aus den in die graue Substanz des Rückenmarkes eingebetteten „Strangzellen" hervorgehen und die wieder verschiedene Verlaufsverhältnisse zeigen, bald schon im Rückenmarke selbst endigen, bald in das Gebiet des verlängerten Markes emporziehen, daher ihr Complex in besondere Systeme zerfällt, die sich theilweise durch ungleichzeitiges Auftreten der Markscheiden als solche kennzeichnen (Flechsig). Auch die beiden erstgenannten Faserkategorien gruppiren sich zu mehreren solchen Systemen.

Für den Nachweis und die genauere Kenntniss der zuletzt erwähnten Systeme haben uns die Golgi'schen Bilder keine neuen Anhaltspunkte geliefert. Hier beherrscht einerseits die pathologische Forschung durch das Studium der secundären Degenerationen, andererseits die von Flechsig eingeführte Richtung das Feld; von ihnen dürfen wir auch in der Folge das, was uns hier noch an Aufklärungen bevorsteht, hauptsächlich erwarten. Allein, wenn auch die Zahl der „Systeme" durch die neuesten Aufschlüsse nicht vermehrt werden konnte, so ist es uns durch die Kenntniss derselben doch möglich geworden, uns über deren Beziehungen zur grauen Substanz in mancher Hinsicht genauere Vorstellungen zu bilden.

Beginnen wir mit der Pyramidenbahn. Sie nimmt, wie man weiss, beim Menschen mit ihrer ungekreuzten Fortsetzung den Vorderstrang, mit dem gekreuzten Hampttheil den Seitenstrang in Anspruch. Ausser beim Menschen ist bisher bei keinem Säugethiere, wo diese Verhältnisse in verlässlicher Weise untersucht sind (Carnivoren und Nager), ein ungekreuzter Abschnitt wahrgenommen worden. Daraus darf man vielleicht schliessen, dass die Semidecussation auch im menschlichen Marke nur eine scheinbare sei, indem auch die Bestandtheile der Vorderstrangpyramidenbahnen allmählig einer Kreuzung in der vorderen Commissur unterlägen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass nach einseitiger Zerstörung der Pyramidenbahn im Bereich des Gehirns die Lähmungserscheinungen sich immer nur auf eine Seite, und zwar die gekreuzte, beschränken. Von Interesse ist die verschiedene Lagerung der Pyramidenbahnen im Rückenmarke verschiedener Thiere. Bei Hund, Katze und auch Kaninchen und Hase liegen sie im Seitenstrang, bei Meerschweinchen, Maus, Ratte in der vordersten Spitze des Hinterstranges [Spitzka,[163]) Lenhossék,[164]) Bechterew[165])]. Ihre relative Stärke nimmt, wie es scheint, mit der Körpermasse des Thieres zu. Die stärkste Entwickelung erreichen sie bei den Primaten. Dies beweist folgende Reihe, worin ich ihren Antheil am Rückenmarksquerschnitt aus der gleichen Höhe des Rückenmarkes von einigen Säugern in Procenten zum Ausdrucke gebracht habe:

| | | |
|---|---|---|
| Maus | = | 1,14 % |
| Meerschweinchen | = | 3,0 % |
| Kaninchen | = | 5,3 % |
| Katze | = | 7,76 % |
| Mensch | = | 11,87 % |

Die Fasern der Pyramidenbahnen stellen die Nervenfortsätze der grossen Pyramidenzellen der motorischen Gegend der Hirnrinde (Centralwindungen) dar. Sie endigen offenbar in der Weise, dass sie successiv in verschiedenen Höhen des Rückenmarkes in die Vorderhörner einbiegen, um die motorischen Zellen mit freien Endbäumchen zu umspinnen. Der Umstand, dass man an allen Längsfasern des Rückenmarkes Collateralen wahrnimmt, berechtigt zu der Annahme, dass auch die Pyramidenfasern mit solchen versehen seien, die sich in Betreff ihrer Endigung offenbar in ähnlicher Weise verhalten dürften, wie ihre Stammfasern. Einen positiven Halt dafür gewährt die zuerst von Kölliker betonte Beobachtung, dass man in allen Höhen des Rückenmarkes aus dem Seitenstrang und hauptsächlich aus dessen

---

[163]) E. C. Spitzka, The comparative Anatomy of the Pyramidal Tract Journal of Comparative Medicine and Surgery, 1886.

[164]) M. v. Lenhossék, Ueber die Pyramidenbahnen im Rückenmarke einiger Säugethiere. Anat. Anzeiger, Jahrg. IV., 1889, S. 208.

[165]) W. Bechterew, Ueber die verschiedenen Lagen und Dimensionen der Pyramidenbahnen beim Menschen und den Thieren etc. Neurolog. Centralbl., Jahrg. IX., 1890, S. 738. — Ferner: Nachtrag zu der Arbeit: „Ueber die verschiedenen Lagen etc.“ Daselbst Jahrg. X., 1891, S. 107.

mittleren Theilen zahlreiche Collateralenbündel in die Vorderhörner eindringen sieht. Darunter mögen auch Pyramidencollateralen vertreten sein. Hier ist auch Fürstner's Beobachtung anzuführen, wonach bei Degeneration der Pyramidenbahnen das entsprechende Vorderhorn an markhaltigen Fasern ärmer erscheint. Für die Collateralen der Vorderstrangpyramidenbahnen dürfen wir einen Uebertritt durch die vordere Commissur in das gekreuzte Vorderhorn vermuthen, doch ist das einstweilen in Ermangelung positiver Erfahrungen nur Hypothese. — Der Weg des willkürlichen Bewegungsimpulses umfasst also nach unseren heutigen Vorstellungen zwei Nerveneinheiten: die Pyramidenzelle mit ihrem Nervenfortsatz und die motorische Rückenmarkszelle mit ihrem an die Musculatur als peripherische Faser herantretenden Ausläufer.

Die Hinterstränge setzen sich ohne Zweifel der Hauptsache nach aus den Fortsetzungen der hinteren Wurzeln zusammen. Die Richtung der Fasern ist dabei vorwiegend eine aufsteigende, indem die absteigenden Theilungsäste der Cajal'schen Bifurcation der Mehrzahl nach schon nach kurzem Verlauf in die graue Substanz einbiegen. Auch die aufsteigenden Aeste finden grösstentheils im Bereich des Rückenmarkes, allerdings in verschiedenen Höhen, ihr Ende; ein Theil davon zieht aber bis in das verlängerte Mark hinauf. Die nach dem Gehirn verlaufenden Fasern werden durch die Systeme der weiter oben eintretenden Wurzeln mehr und mehr nach der Mittellinie hingedrängt. In Folge dessen werden die von den untersten Punkten herkommenden Fasern, d. h. die Fortsetzungen der Ischiadicuswurzeln die medialste Lage erkennen lassen müssen; sie nehmen vom Dorsaltheil an ein keilförmiges, neben dem Septum posterius befindliches Gebiet ein, das sich vom übrigen Theil der Hinterstränge scharf absondert und die Goll'schen Stränge darstellt. Nach neueren Untersuchungen sollen aber auch einige Dorsalwurzeln daran betheiligt sein. — Ausser den sensibeln Fasern erhalten die Hinterstränge unzweifelhaft noch einen Zuwachs durch einige Nervenfasern, die ihren Ursprung in Zellen der Hinterhörner nehmen, doch sind diese gewiss sehr spärlich und wir dürfen die Hinterstränge trotz des Nachweises solcher Fasern in der Hauptsache als Derivate der hinteren Wurzeln kennzeichnen. Durch die Erfahrungen bei secundären Degenerationen ist es heute festgestellt, dass die Hinterstränge in dieser Beziehung principiell ein einheitliches Ganzes bilden, dessen einzelne Gebiete sich blos durch verschiedene Länge der Fasern unterscheiden in der Weise, dass sich von den Hinterhörnern nach dem Septum posterius hin allmählig längere Fasersysteme ansetzen. Die Goll'schen Stränge werden natürlich die längsten Fasern in sich begreifen. Eine Betheiligung der Clarke'schen Säulen an der Bildung der Goll'schen Stränge, wie sie Takács[166]) vermuthet hatte, ist ausgeschlossen.

---

[166]) A. Takács, Ueber den Verlauf der hinteren Wurzelfasern im Rückenmarke. Neurologisches Centralbl., Jahrg. VI., 1887, S. 7.

Flechsig hat unlängst[167]) gezeigt, dass sich die Fasern der Hinterwurzeln und ebenso deren Fortsetzungen in den Hintersträngen nicht auf einmal, sondern in mehreren Absätzen mit Mark umhüllen. Die darauf begründete Eintheilung der Hinterstränge entspricht nicht der auf den Ergebnissen der secundären Degeneration beruhenden, d. h. sie umfasst nicht Fasergruppen, die sich von einander etwa durch verschieden langen Verlauf ihrer medullaren Theilungsäste unterscheiden würden, sondern es scheint, dass es sich eher um Faserabtheilungen handelt, die eine verschiedene peripherische Herkunft (Haut, Muskeln, Eingeweide) haben und physiologisch von einander differiren. Von hohem Interesse ist dabei, dass sich auf Grund der Reihenfolge der Markscheidenentwickelung die mittleren Gebiete des Burdach'schen Stranges, diejenigen eben, die in den Anfangstadien der Tabes den Hauptsitz der Erkrankung darstellen, als besonderes „System" documentiren. Es ist dies das Gebiet, dessen Collateralen hauptsächlich in die Clarke'schen Säulen einstrahlen und dem man, gestützt auf die durch seine Erkrankung bedingten ataktischen Erscheinungen, die centripetale Leitung der für die Muskelcoordination wichtigen Reize zuzuschreiben Veranlassung hat. (Charcot, Pitres.)

Die bis in das verlängerte Mark hinaufreichenden Hinterwurzelfasern vermitteln offenbar, neben ihrer auf die motorischen Kerne des Rautenhirns einwirkenden reflectorischen Thätigkeit, die Fortpflanzung der Sensibilität nach den Heerden bewusster Empfindung in der Hirnrinde hin. Der Umstand, dass die aufsteigende Degeneration der Hinterstränge in der Höhe der Hinterstrangkerne ihr Ende erreicht und dass im Zusammenhange damit in mehreren Fällen [v. Monakow, Löwenthal[168])] im Nucleus funic. cuneati und gracilis eine Atrophie nachgewiesen werden konnte, führte zur Annahme, dass letztere primäre Centra der Hinterwurzeln darstellen, was in die Sprache unserer neuen Anschauungen übersetzt so viel bedeuten würde, dass die letzten Collateralen und die Endstücke der aufsteigenden Theilungsäste der sensibeln Fasern zwischen deren Zellen in ihre Endarborisationen zerfallen. Aus den Hinterstrangkernen aber sieht man an Weigert'schen Schnitten starke Bündel auftauchen, die sich bogenförmig vor dem Centralkanal kreuzen („Schleifenkreuzung"), und in der Olivenzwischenschicht als „mediale Schleife" nach dem Grosshirn hin aufsteigen. Nun haben Flechsig und Hösel[169]) unlängst einen hochinteressanten Fall beschrieben, wo im Anschluss an einen porencephalischen Defect in der motorischen Region der Grosshirnrinde die Degeneration eines

---

[167]) P. Flechsig, Ist die Tabes dorsalis eine „System-Erkrankung"? Neurol. Centralbl., Jahrg. IX., 1890, S. 33.

[168]) N. Löwenthal, Contribution expérimentale à l'étude des atrophiees secondaires du cordon postérieur etc. Recueuil zool. suisse, Tome IV., 1888, p. 112.

[169]) P. Flechsig und O. Hösel, Die Centralwindungen im Centralorgan der Hinterstränge. Neurolog. Centralbl. Jahrg. IX., 1890. S. 417.

Faserzuges eingetreten war, der von der Hirnrinde bis in das Gebiet des verlängerten Markes herunterreichte und sich in seiner unteren Abtheilung vollkommen mit dem als „Schleife" bekannten Fasersystem deckte. Hieraus schlossen die beiden Forscher, dass die als Schleifenfasern aus den Kernen der Hinterstränge durch die Olivenzwischenschicht und die Brücke zum Grosshirn emporziehenden Elemente durch Vermittelung der „Haubenstrahlung" in die Centralwindungen, vermuthlich besonders in die hintere und den Lobulus paracentralis gelangen. In hohem Grade stimmt dies überein mit dem bekannten, durch Experimente und pathologische Erfahrungen begründeten Satz der Lehre von der Hirnlocalisation, dass die „motorischen Centra" gleichzeitig auch die sensibeln Mittelpunkte der betreffenden Muskeln, sowie der sie bedeckenden Hautbezirke darstellen, eine These, die nun auch ihre anatomische Erklärung findet. Schon vor Flechsig sind analoge Fälle und Experimente von v. Monakow[170]) und Spitzka [171]) veröffentlicht worden. Monakow trug an Katzen die Rinde des Parietalhirns ab und veranlasste dadurch eine Degeneration der Schleife, die in dem gekreuzten Kern der zarten Stränge, der an der Atrophie Theil nahm, sein Ende fand. — Unter Berücksichtigung dieser Erfahrungen wäre es uns nun möglich, uns eine Vorstellung zu bilden von den anatomischen Wegen, auf denen die sensibeln Reize zu den motorischen Hirnrindenzellen hinbefördert werden, und es ist uns daher möglich, die gesammte Bahn, die ein auf die Körperoberfläche einwirkender und durch Vermittelung motorischer Pyramidenzellen als bewusster Bewegungsimpuls wiederkehrender Reiz beschreibt, uns zu vergegenwärtigen. Nehmen wir einen recht einfachen Fall, so sind an der Zusammensetzung dieser „corticalen Reflexbahn der Spinalnerven" fünf Nerveneinheiten betheiligt: I) Spinalganglienzelle mit ihrem bis in das verlängerte Mark hinaufziehenden Fortsatz; II) Nervenzelle des Hinterstrangkerns, deren Ausläufer nach erfolgter Kreuzung bis in die Grosshirnrinde emporläuft, um sich darin in eine jener freien Endigungen aufzuzweigen, die Cajal unlängst[172]) in der Grosshirnrinde beschrieben hat; diese Endverästelung wirkt III) auf eine corticale Empfindungszelle ein, die durch ihren Fortsatz gleichzeitig die Uebertragung auf die vierte Einheit, IV) die motorische Pyramidenzelle, besorgt, welch letztere den Reiz durch Bewegungsimpulse beantwortet und auf dem Wege der Pyramidenbahn die letzte Einheit, V) die motorische Vorderhornzelle in Thätigkeit versetzt. Vermehrt kann die Zahl werden etwa durch Associationszellen, die innerhalb der Hirnrinde zwischen den auf- und absteigenden Schenkel des Bogens eingeschaltet sind, vermindert durch die allerdings höchst unwahrscheinliche Möglichkeit, dass die Zelle, in der

---

[170]) C. v. Monakow, Neue experimentelle Beiträge zur Anatomie der Schleife, Neurol. Centralblatt, Jahrg. 1885, S. 265.

[171]) E. C. Spitzka, The medical record, Vol. 26, No. 15.

[172]) S. R. y Cajal, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La cellule, Tome VII., 1891, p. 148.

die Sinneswahrnehmung erfolgt, gleichzeitig auch den Ausgangspunkt motorischer Impulse darstelle. Beachtenswerth ist in dem Bogen die doppelte, sich gegenseitig gleichsam annulirende Kreuzung der Fasern, wovon eine auf den sensibeln, den zuleitenden, die andere auf den motorischen, den abführenden Schenkel des Bogens fällt.

Indess dürfen wir nicht vergessen, dass es sich hier noch gewiss nicht um in allen Punkten endgültig festgestellte Verhältnisse handelt, sondern um Fragen, zu deren definitiver Beantwortung noch weitere Erfahrungen nöthig sind. Dies ist auch der Grund, warum ich von der bildlichen, schematischen Wiedergabe derselben Abstand genommen habe. Während also über die Bahnen, die die Empfindungsreize in ihrem Aufsteigen zu den Sinnessphären der Hirnrinde benützen, noch in mancher Beziehung Zweifel obwalten, sind wir über die anatomischen Vorrichtungen, die den Reflexvorgängen im Rückenmarke zu Grunde liegen, dank den mit der Golgi'schen Methode gewonnenen Aufschlüssen, nunmehr genügend unterrichtet. Um mich hierüber kurz zu fassen, so können wir den Physiologen von anatomischer Seite zwei Möglichkeiten der Reflexübertragung vorlegen: einen direkten und einen indirekten Reflexbogen.

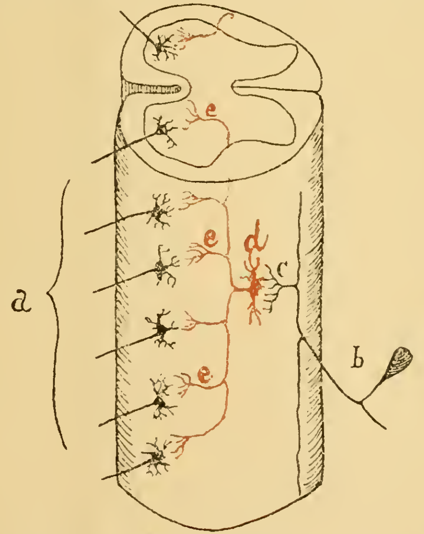



Fig. 33. Schema der indirekten Reflexbahn, nach Kölliker (Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. 51, 1890, Fig. 34), etwas verändert. a = motorische Zellen und Wurzelfasern; b = Spinalganglienzelle, Ranvier's T, Hinterwurzelfaser mit Bifurcation und auch absteigender Stammfaser; c = eine sensible Collaterale; d = Strangzelle mit T-förmigem getheiltem Nervenfortsatz; e = dessen Collateralen, die zu den motorischen Zellen Beziehungen eingehen.

Bei dem direkten sind nur zwei Nerveneinheiten im Spiele. Er wird dargestellt (s. Fig. 24 u. Taf. IV) durch die in die Vorderhörner eindringenden Reflexcollateralen der hinteren Wurzeln und die durch sie umsponnenen motorischen Zellen, sammt den daraus hervorgehenden peripherischen motorischen Fasern. Bei dem zweiten, dem indirekten Reflexbogen, der in dem bei-

stehenden, mit geringen Modificationen der v. Kölliker'schen Arbeit entnommenen Schema (Fig. 33) zur Ansicht gebracht ist, sehen wir zwischen die beiden Einheiten des direkten Reflexbogens noch eine dritte, an der Figur durch rothe Farbe hervorgehobene Nerveneinheit eingeschaltet: eine Strangzelle mit ihrer Ausbreitung. Die Ausläufer dieser Zellgattung lenken in die weisse Substanz ein, in der sie die Längsrichtung einschlagen. Aber wir sahen, dass aus allen Theilen der Vorderseitenstränge und am reichlichsten eben aus den mittleren Gebieten der Seitenstränge, aus den Gebieten also, in denen sich die Fortsätze der von den sensibeln Collateralen am dichtesten umflutheten Hinterhornzellen zum Längsverlaufe anordnen, zahlreiche Collateralen in die motorischen Vorderhorngruppen eindringen, um sich zwischen deren Zellen unter inniger Durchflechtung mit deren Dendriten aufzusplittern. So kann der sensible Reiz auch auf diesem Umwege auf die motorischen Zellen einwirken.

Die Kleinhirnseitenstrangbahn besteht jedenfalls in der Hauptsache aus den Fortsätzen der die Clarke'schen Säulen und die Stilling'schen Kerne bildenden Zellen. Von ihren Ursprungszellen abgetrennt, unterliegen sie stets einer starken Degeneration, die die aufsteigende Richtung befolgt. Aber selbst bei der stärksten Entartung der Kleinhirnseitenstrangbahn nach halbseitiger Durchtrennung des Rückenmarkes findet man stets zerstreut eine Anzahl Fasern in ihr, die von der Degeneration verschont blieben. Marchi[173]) führte diese intacten Elemente auf einen besonderen Strang zurück, der in der grauen Substanz des Kleinhirns entspringen und in zerstreuter Anordnung in der Kleinhirnseitenstrangbahn absteigend verlaufen soll. Mir scheint es viel wahrscheinlicher, dass es sich um die absteigenden Theilungsäste der oberhalb der Durchschnittsstelle in die Kleinhirnseitenstrangbahn einmündenden Fasern handelt. Diese müssen natürlich bei einer Verletzung des Rückenmarkes unterhalb der Schnittfläche degeneriren.

Die Peripherie der ventralen Hälfte des Seitenstranges, von dem vorderen Ende der Kleinhirnseitenstrangbahn bis zur Gegend der vorderen Wurzeln, wird durch ein auf dem Querschnitte schmales, halbmond- oder kommaförmiges Bündel in Anspruch genommen, das zuerst von Gowers[174]) auf Grund pathologischer Erfahrungen als besonderes „System" in die Beschreibung eingeführt worden ist. Das „Gowers'sche Bündel" nimmt nach oben continuirlich bis zu dem verlängerten Mark an Volumen zu und degenerirt in aufsteigender Richtung, daher man darin eine „lange Bahn" erblicken darf. Es empfängt seine Bestandtheile offenbar aus Nervenzellen, die theils im

---

[173]) V. Marchi, Sulle degenerazioni consecutive all' estirpazione totale e parziale del cerveletto, Rivista sperim. di freniatria. T. XII, 1886, p. 50.

[174]) W. R. Gowers, Bemerkungen über die antero-laterale aufsteigende Degeneration im Rückenmark. Neurol. Centralblatt, 1886, S. 97. — S. ferner: Weitere Bemerkungen über den aufsteigenden antero-lateralen Strang. Daselbst, S. 150. — Ch. S. Sherrington, Note on two newly described tracts in the spinal cord. Brain, Vol. IX., 1887, p. 342.

„Kern der Vorderhörner“, theils in der Mittelzone der grauen Substanz ihre Lage haben. Ueber die Endigungsweise des Bündels liegen bisher nur Vermuthungen vor.

Von dem übrigen Theile der weissen Substanz lassen sich die Grundbündel der Vorderstränge auf die Fortsätze der Commissurenzellen, sowie auf die in den vorderen und mittleren Theilen der grauen Substanz gelegenen Vorderstrangzellen zurückführen. Die secundären Degenerationen darin befolgen theils die aufsteigende (Auerbach), theils die absteigende Richtung (Löwenthal's faisceau marginal antérieur). Die absteigend degenerirenden Fasern entsprechen wohl zum Theile unteren Theilungsästen und nach unten umbiegenden Fortsetzungen der Ausläufer der Commissuren- und Strangzellen. Allein Marchi[175]) giebt an, auch nach der Exstirpation des Kleinhirns beim Affen eine absteigende Degeneration in den Randschichten der Vorderstränge beobachtet zu haben, eine Erscheinung, die sich freilich aus solchen Fasern allein nicht erklären lässt. Marchi verlegt den Ursprung der fraglichen Fasern in die Nervenzellen des Kleinhirns.

Seitenstranggrundbündel und Grenzschicht der grauen Substanz bauen sich aus den Fortsätzen von Zellen auf, die hauptsächlich die mittleren Gebiete der grauen Substanz und die Hinterhörner bis zur Rolando'schen Substanz, ja auch noch den saumförmigen Abschnitt, der die letztere gegen die Randzone hin bedeckt, bevölkern. Die Hauptmasse ihrer Fasern gehört wohl in die Kategorie der kurzen Bahnen, doch mögen auch Fasergruppen darin vertreten sein, die bis in das verlängerte Mark hinaufziehen.

---

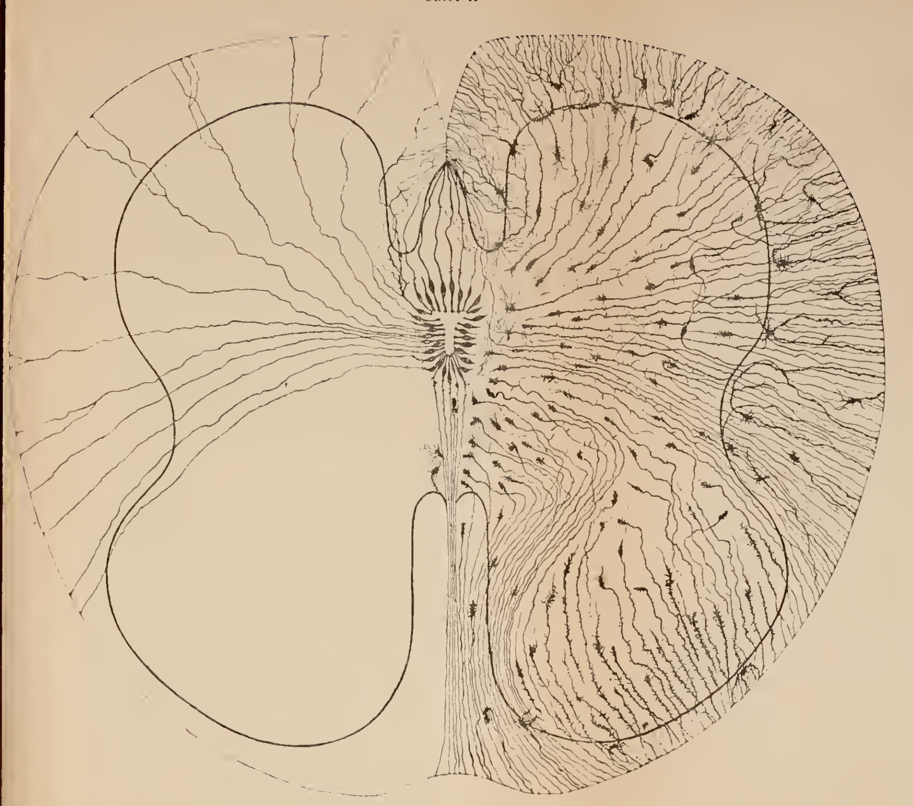
[175]) Marchi, Origine e decorso dei peduncoli cerebellari. Rivista sperim. di freniatria. Vol. XVII, p. 367.

---

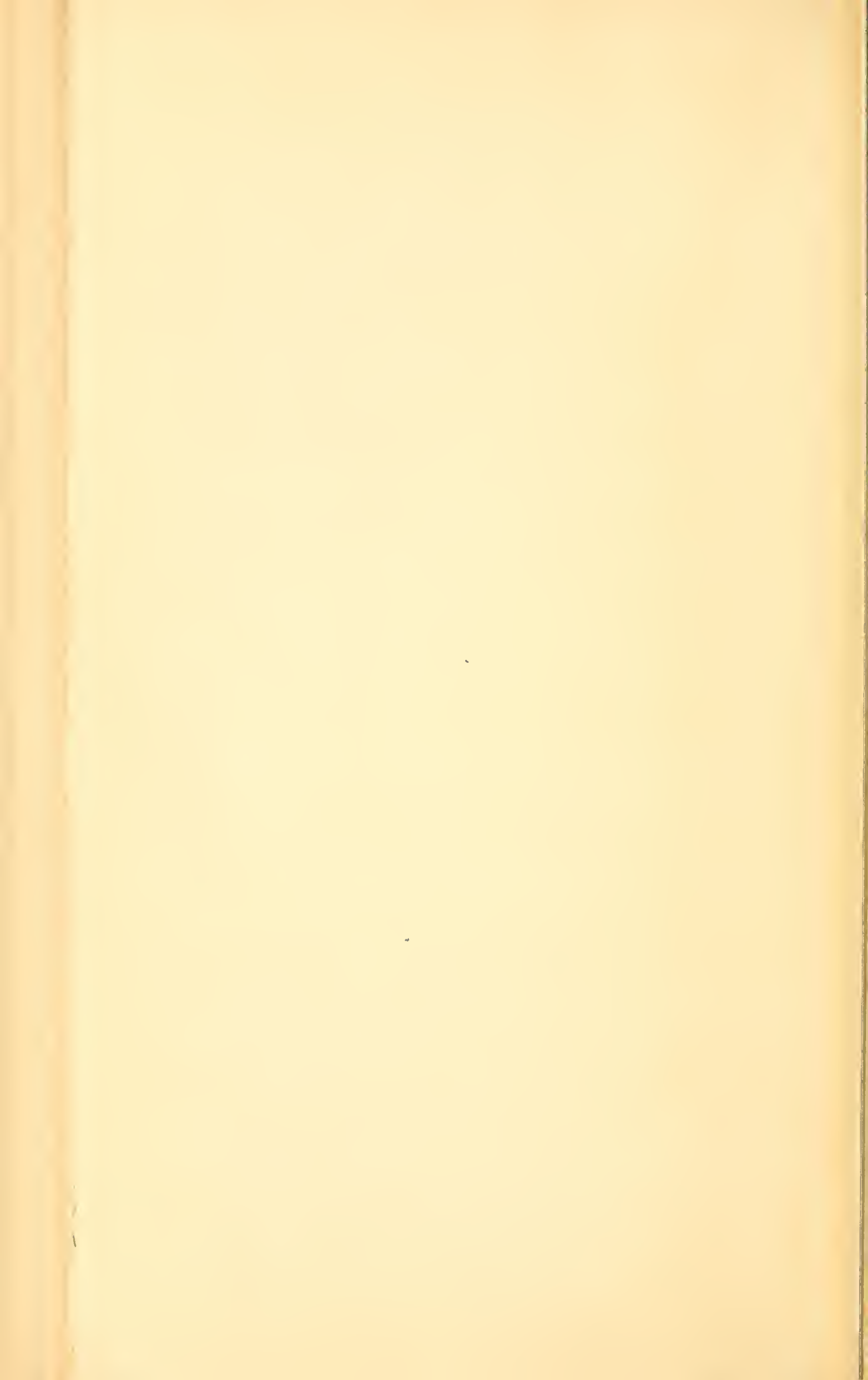
Druck von Albert Koenig in Guben.



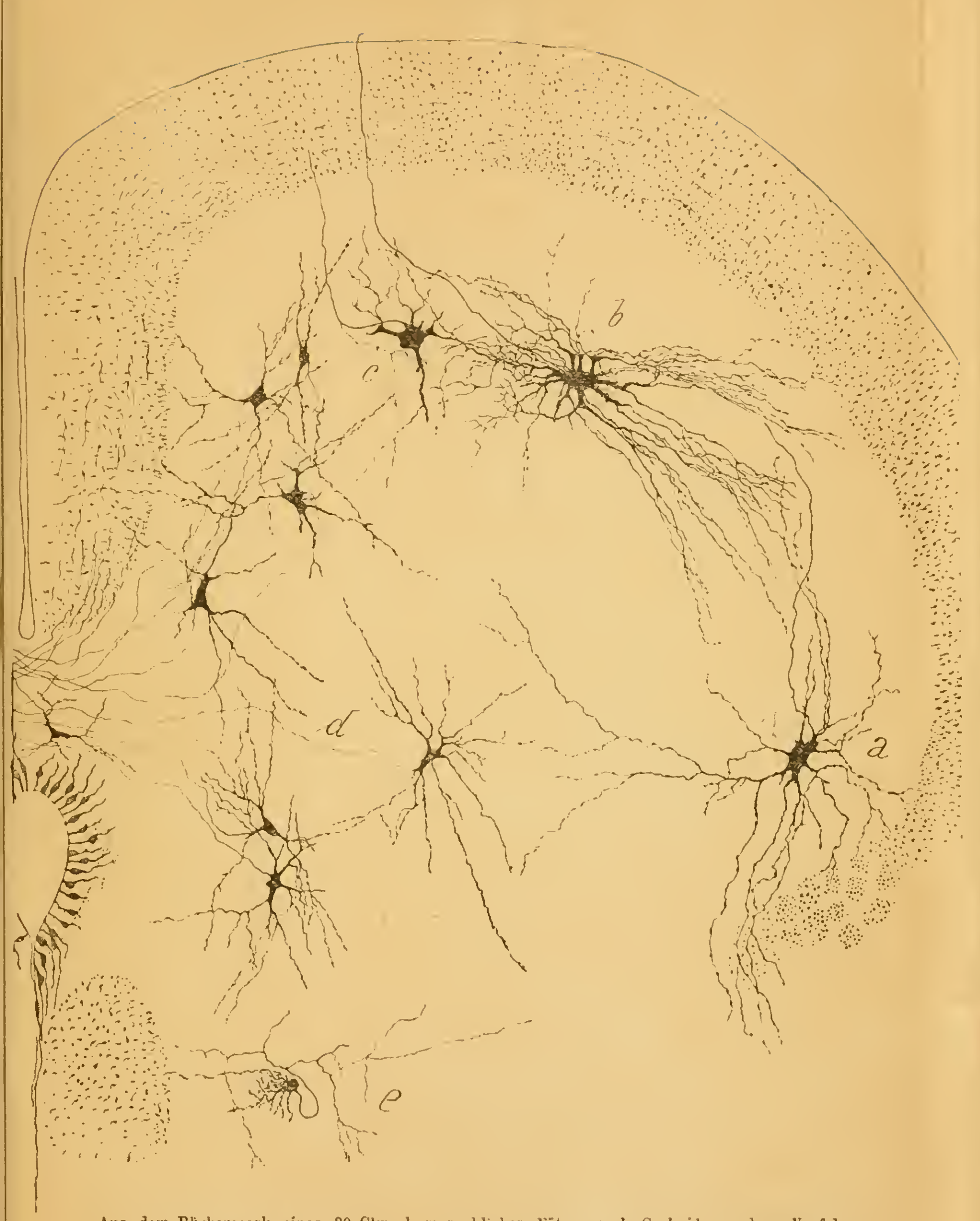
Tafel 1.



Rückenmark eines 14 Ctm. l. menschlichen Embryos, nach Golgi behandelt, mit impraegnirter Neuroglia.
Links Ependymgerüst, rechts Neurogliazellen.

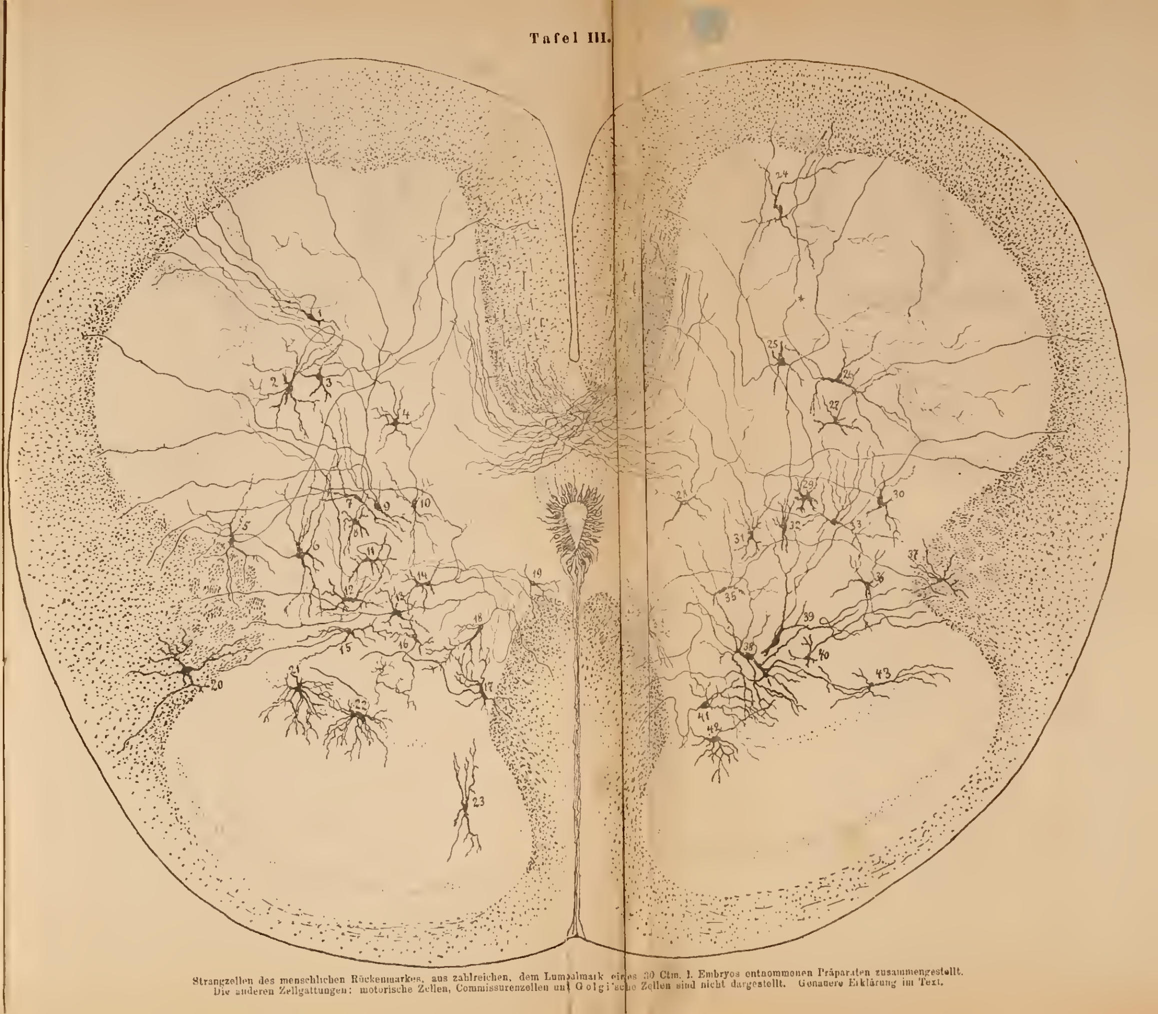


## Tafel II.

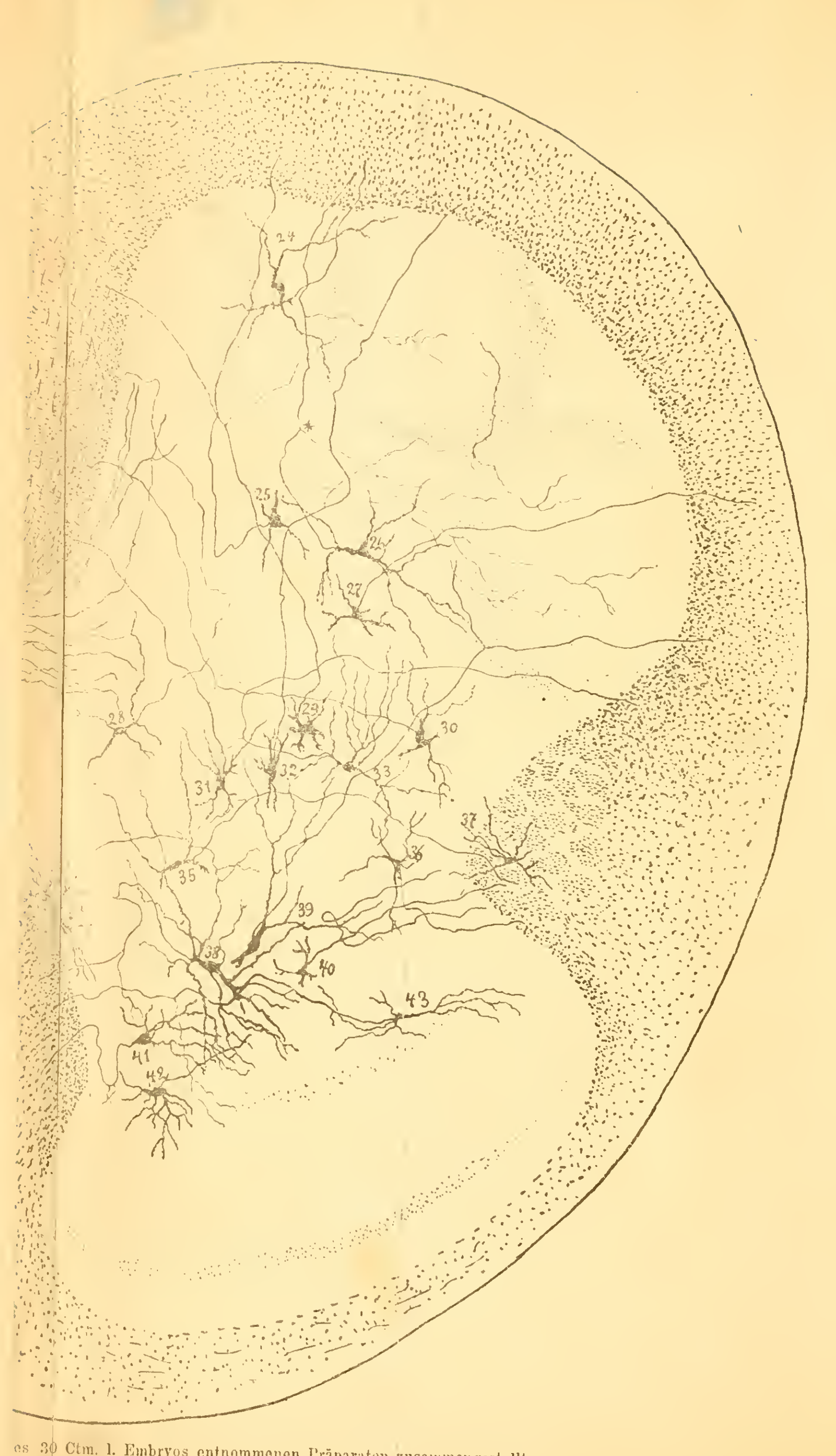



Aus dem Rückenmark eines 30 Ctm. l. menschlichen Fötus, nach Golgi's raschem Verfahren behandelt; motorische Vorderhornzellen und Commissurenzellen. a., b., c. = motorische Wurzelzellen, am Nervenfortsatz der Zelle c. ein Collateralast; d. = Commissurenzellen; e. = Hinterhornzelle vom Golgi'schen Typus.






Strangzellen des menschlichen Rückenmarkes, aus zahlreichen, dem Lumbalmark eines 30 Ctm. l. Embryos entnommenen Präparaten zusammengestellt. Die anderen Zellgattungen: motorische Zellen, Commissurenzellen und Golgi'sche Zellen sind nicht dargestellt. Genauere Erklärung im Text.




es 30 Ctm. l. Embryos entnommenen Präparaten zusammengestellt.
he Zellen sind nicht dargestellt. Genauere Erklärung im Text.

Taf. V. Schematische Darstellung des Rückenmarksbaues, links Nervenzellen, rechts Collateralen. Links: schwarz = motorische Zellen, mit den Ursprungsfasern der vorderen Wurzeln, daran motorische Collateralen; roth = Vorderseitenstrangzellen, darunter auch je eine Zelle der Clarke'schen Säule (Stilling'sche Zelle) und der Rolando'schen Substanz (Zonalzelle); man beachte die ansehnlichen Collateralzweige der Vorderstrangzellen; blau = Commissurenzellen; lila = Golgi'sche Zellen u. zw. im Hinterhorn typische Golgi'sche Zelle, neben der vorderen Commissur: Golgi'sche Commissurenzelle, wie in Fig. 25; grün = Hinterstrangzellen.




Rechts: Schwarz = sensible Fasern, deren Bifurcation, deren in verschiedenen Gebieten der grauen Substanz endigende Collateralen, und zwar von links nach rechts: Endigung im gekreuzten Hinterhorn (hintere Commissur), in der Clarke'schen Säule, im Vorderhorn, in der Mittelzone der grauen Substanz, im Hinterhorn und in der Rolando'schen Substanz; roth = Collateralen der Vorderseitenstränge; lila = hypothetisch angenommene Endigungsweise der Collateralen der vorderen und seitlichen Pyramidenbahnen.

Verlag v. Fischer's med. Buchh. H. Kornfeld, Berlin.

Lenhossék, *Der feinere Bau des Nervensystems.*

Lith. Anst. v. Fr. Wiesner Berlin S.







